

**RETINATOPOGRAPHIE UND SEHFELDTOPOLOGIE DES KOMPLEXAUGES
VON CATAGLYPHIS BICOLOR (FORMICIDAE, HYMENOPTERA)
UND EINIGER VERWANDTER FORMICIDEN-ARTEN**

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der
Philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der

PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II
DER UNIVERSITÄT ZÜRICH

von

FELIX WERNER RÄBER

aus Luzern und Küssnacht a. R.

Begutachtet von den Herren
Prof. Dr. R. Wehner

Zoologisches Institut der Universität Zürich

Prof. Dr. D. G. Stavenga
Laboratorium voor Algemene Natuurkunde
Rijksuniversiteit Groningen

1980
—

Zürich 1979

Druckerei Zollinger AG, Adliswil



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41507216_0057

**RETINATOPOGRAPHIE UND SEHFELDTOPOLOGIE DES KOMPLEXAUGES
VON CATAGLYPHIS BICOLOR (FORMICIDAE, HYMENOPTERA)
UND EINIGER VERWANDTER FORMICIDEN-ARTEN**

INAUGURAL-DISSERTATION

zur Erlangung der
Philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der

PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II
DER UNIVERSITÄT ZÜRICH

von

FELIX WERNER RÄBER

aus Luzern und Küssnacht a. R.

Begutachtet von den Herren
Prof. Dr. R. Wehner
Zoologisches Institut der Universität Zürich

Prof. Dr. D. G. Stavenga
Laboratorium voor Algemene Natuurkunde
Rijksuniversiteit Groningen

Zürich 1979
Druckerei Zollinger AG, Adliswil

Herrn Prof. Dr. R. Wehner danke ich für die Vergabe des Themas sowie für die Leitung und Unterstützung der Arbeit, Herrn Dr. E. Meyer für seine fachliche Hilfe und die Erarbeitung der statistischen Programme, Dr. P. Wild für die Benützung des Elektronenmikroskops, Frau D. Metzger für die rasterelektronenmikroskopischen Aufnahmen, Herrn R. Sulzer für seine Mithilfe beim Bau der Apparaturen, Frl. S. Sgier für ihre technische Hilfe in Histologie und Photographie und meiner Frau Katka Räber-Schneider für die Durchsicht und Schreibarbeit des Manuskripts.



INHALTSVERZEICHNIS

ZUSAMMENFASSUNG	4
I. EINLEITUNG	6
II. ANATOMIE	9
1. Material und Methode	9
1.1. Versuchstiere	9
1.2. Histologische Methoden	9
1.2.1. Präparation und Fixierung	9
1.2.2. Golgi-Methode	10
1.3. Cornea-Replika	11
1.4. Teststatistik	12
1.4.1. t - Test	12
1.4.2. Kreisverteilung	12
1.4.3. Lineare Regression	13
2. Resultate	14
2.1. Das Augenkoordinatensystem	14
2.2. Numerierung der Sehzellen	14
2.3. Charakterisierung der Retinula-Typen	15
2.4. Typ III-Region	16
2.4.1. Lage und Ausdehnung	16
2.4.2. Ausrichtung der Hantel-Rhabdome	19
2.4.3. Die neunte Zelle	23
2.4.4. Kernlagen	23
2.4.5. Die vertikale Gliederung der Typ III-Retinulae	23
2.4.6. Cytoplasma-, Rhabdom-, Rhabdomerflächen und Pigmentgehalt	29
2.5. Typ I-Region	30
2.5.1. Lage und Ausdehnung	32
2.5.2. Ausrichtung der Typ I-Retinulae	38
2.5.3. Die neunte Zelle	38
2.5.4. Die vertikale Gliederung der Typ I-Retinulae	39
2.5.5. Cytoplasma- und Rhabdomerflächen	41

2. 6.	Typ II-Region	42
2. 6.1.	Lage und Ausdehnung	43
2. 6.2.	Ausrichtung der Typ II-Retinulae	43
2. 6.3.	Die neunte Zelle	43
2. 6.4.	Kernlagen	44
2. 6.5.	Die vertikale Gliederung der Typ II-Retinulae	44
2. 6.6.	Cytoplasma-, Rhabdomerflächen und Pigmentgehalt	50
2. 7.	Typ III-Region bei <i>Cataglyphis bicolor</i> ♂	52
2. 8.	Typ III-Region bei <i>Cataglyphis albicans</i> Typ A	53
2. 9.	Typ III-Region bei <i>Cataglyphis albicans</i> Typ B	55
2.10.	Typ III-Region bei <i>Formica rufa</i>	61
2.11.	Typ III-Region bei <i>Serviformica fusca</i>	65
2.12.	Vergleich einiger anatomischer Daten	67
2.12.1.	Rhabdomflächen	67
2.12.2.	Rhabdomer- und Cytoplasmaflächen	69
2.12.3.	Schirmpigmentgehalt dorsal und ventral	71
III.	SEHFELDAUSMESSUNGEN	72
1.	Pseudopupillen	72
1. 1.	Klassifizierung der Pseudopupillen	74
1. 2.	Pseudopupillen bei <i>Cataglyphis bicolor</i>	74
2.	Experimentelle Anordnung und Messmethode	75
2. 1.	Definition des Raumkoordinatensystems	76
3.	Resultate	79
3. 1.	Die Horizontlinie	79
3. 2.	Die Medianlinie	80
3. 3.	Die Grenzlinie des binokularen Sehfeldes	80
3. 4.	Die Sehachsen in der Medianebene	85
3. 5.	Lage der "Fovea" für eine E-Vektororientierung	86
IV.	VERGLEICH DER ANATOMISCHEN UND OPTISCHEN BEFUNDE	87
1.	Das Sehfeld der Typ III-Region	87
2.	Die räumliche Ausrichtung der Typ III-Rhabdomquerachsen	88
3.	Der räumliche Verlauf der Typ I- / Typ II-Grenzlinie	90

V. DISKUSSION

1.	Die Regionalisierung der Retina von Cataglyphis bicolor	93
2.	Die Klassifizierung der Sehzellen	94
2.1.	Klassifizierung nach der Kernlage	94
2.2.	Klassifizierung nach der spektralen Empfindlichkeit	95
3.	Korrelation zwischen der Cytoplasmafläche und der Rhabdomergrösse	97
4.	Die vertikale Retinula-Gliederung	98
5.	Vergleich der Rhabdomquerschnittsflächen der untersuchten Arten	100
6.	Die Typ III-Regionen	103
7.	Funktionelle Interpretation der Typ III-Region	104
7.1.	Die Polarisationsanalysatoren	105
7.2.	Die Polarisationsdetektoren	105
7.3.	Einstellung des Navigationswinkels	106
8.	Der Horizont	108
9.	Das binokulare Sehfeld	110

VI.	TABELLEN	111
-----	----------	-----

VII.	LITERATUR	117
------	-----------	-----

ZUSAMMENFASSUNG

Mit anatomischen Methoden wurden Topographie und dreidimensionaler Aufbau der Retina von *Cataglyphis bicolor* aufgeklärt. Die dorsale Augenregion, die für die Orientierung nach dem Polarisationsmuster des Himmels von besonderer Bedeutung ist, wurde zudem bei vier weiteren Formiciden-Arten untersucht. Trotz der starken Pigmentierung war es möglich, mit antidromer Beleuchtung Pseudopupillen zu beobachten. Diese Methode erlaubte es, mit Hilfe eines Goniometers Sehachsen einzelner Retinulae zu bestimmen und so den Sehraum von *Cataglyphis bicolor* topologisch darzustellen.

Die einzelnen Ergebnisse lassen sich folgendermassen zusammenfassen:

- Unter der einheitlichen Cornea kann die Retina von *Cataglyphis bicolor* in drei anatomisch differenzierte Regionen unterteilt werden.
- Die stärkste Spezialisierung zeigt die dorsomediane Randregion. Ungefähr 8% aller Retinulae gehören dieser Region an. Nach HERRLING (1975, 1976) werden diese Retinulae mit ihren hantelförmigen Rhabdomquerschnitten als Typ III-Retinulae bezeichnet. Die Mikrovilli, die im Rhabdom in zwei orthogonal zueinander stehenden Richtungen organisiert sind, zeigen von distal nach proximal eine sehr genaue Ausrichtung. Die kreisstatistisch errechnete Streuung beträgt nur wenige Grad. Ferner fällt die fächerartige Ausrichtung der Rhabdomquerachsen der Typ III-Retinulae auf.
- Alle fünf untersuchten Formiciden-Arten besitzen eine Typ III-Region. Die relative Anzahl der Typ III-Retinulae variiert von Art zu Art. Alle anderen Merkmale, die diese Randregion charakterisieren, sind identisch ausgeprägt.
- Etwa die Hälfte aller Retinulae im Auge von *Cataglyphis bicolor* gehören dem Typ I an. Dieser Retinula-Typ ist an den vier grossen und den dazwischen liegenden vier kleinen Zellen erkennbar. Die Rhabdomquerschnitte sind rund und nur ca. halb so gross wie die Hantelrhabdomquerschnitte. Die ganze dorsale Augenhälfte, ausser der Typ III-Region, wird von diesen Typ I-Retinulae eingenommen. Der Zellverband der einzelnen Retinulae ist von distal nach proximal ebenfalls sehr exakt ausgerichtet. In der Mikrovilliausrichtung hingegen zeigt sich eine grosse Sprunghaftigkeit. Die basale 9. Zelle tritt parallel zur Dorsoventralachse dem Zellverband bei, gerade orthogonal zur Eintrittsrichtung der 9. Zellen bei den Typ III-Retinulae.

- In der ventralen Augenhälfte tritt nur der Retinula-Typ II auf. Ihn erkennt man in histologischen Schnitten an den vier grossen, den zwei mittleren und den zwei kleinen Zellen. Die Rhabdomquerschnitte dieser Retinulae sind rund. Bezüglich der Mikrovilliausrichtung und der Eintrittsrichtung der 9. Zelle unterscheidet sich dieser Typ nicht vom Typ I.
- Am ventralen Augenpol beobachtet man Typ II-Retinulae mit Rhabdomquerschnittsflächen, die fast so gross wie diejenigen der Hantelrhabdome sind.
- Innerhalb der Retinulazellen zeigt ein Vergleich der Cytoplasmaflächen mit den entsprechenden Rhabdomerflächen eine signifikante Korrelation.
- Die Grenzlinie zwischen der Typ I- und der Typ II-Region fällt mit der natürlichen Horizontlinie zusammen, d.h. bei normaler Kopfstellung blicken die Typ I-Retinulae mit ihren Sehfeldern über die Horizontebene, während die Typ II-Retinulae den Raum unterhalb der Horizontebene erfassen.
- *Cataglyphis bicolor* besitzt ein binokuläres Sehfeld, das auf einer Höhe von 35° unterhalb der Horizontebene (0°) beginnt und auf einer Höhe von 75°-80° über der Horizontebene die grösste laterale Ausdehnung zeigt (ca. 29°). Das binokuläre Sehfeld endet bei ca. 145°.
- Das Sehfeld der Typ III-Region gehört ganz dem binokularen Bereich an. Die meisten Typ III-Retinulae schauen nach kontralateral. Der Zenit liegt ebenfalls im Sehbereich der Typ III-Retinulae.
- Durch die Sehachsenbestimmung in 10°-Intervallen lassen sich qualitative Aussagen über die Divergenzwinkel machen. Eine Region von 0° (Horizont) bis ca. 30° Höhe, die leicht nach lateral gerichtet ist, zeichnet sich durch besonders kleine Divergenzwinkel aus. Man könnte diese Region als Fovea-Region bezeichnen.
- Bei *Cataglyphis bicolor* gibt es eine kleine, eng begrenzte Region, die für die E-Vektororientierung von besonderer Wichtigkeit ist (DUELLI, 1974, 1975). Diese "E-Vektor-Fovea" konnte mittels der Pseudopupillen-Methode im Sehraum sowie auf dem Auge genau lokalisiert werden. Sie liegt ganz im Bereich der Typ I-Retinulae und hat ein Sehfeld, das zum Teil im monokularen und zum Teil im binokularen Gebiet liegt.
- Die anatomischen und optischen Daten werden in der anschließenden Diskussion funktionell zu interpretieren versucht.

I. EINLEITUNG

"In einigen Fällen ist das Auge, das morphologisch noch ein einheitliches Gebilde darstellt, physiologisch ein zusammengesetztes, indem es aus zwei oder mehreren Partien besteht, denen ganz verschiedene Leistungen zukommen." Dies schrieb DEMOLL 1917 in einer Arbeit über die Sehorgane der Gliederfüssler, als er auf die Augen der Insekten zu sprechen kam.

Viele Arbeiten der letzten Jahre zeigten, dass die meisten Facettenaugen sich in ihrem feinstrukturellen Aufbau in mehrere Regionen unterteilen lassen. Hier seien nur einige Beispiele erwähnt (WADA, 1974a, 1974b, 1975; SCHINZ, 1975; BURGHause, 1978; RIBI, 1978). Im Auge von *Cataglyphis bicolor* sah HERRLING (1975, 1976) ebenfalls drei regionsspezifische Retinula-Typen. In einer dorsalen Randregion konnte er Ommatidien finden, die durch ihre grossen hantelförmigen Rhabdomquerschnitte auffallen. Er nannte sie Typ III-Retinulae. Ommatidien mit einem ähnlichen Rhabdomquerschnitt beschreibt auch MEYER-ROCHOW (1978) für den Käfer *Euoniticeilus africanus*. Die zwei anderen Retinula-Typen im Auge von *C. bicolor* besitzen Rhabdome mit runden und nur ca. halb so grossen Querschnitten wie diejenigen der Typ III-Retinulae. Diese beiden Typen (I, II) unterscheiden sich nicht in der Rhabdomstruktur voneinander, sondern in der unterschiedlichen Cytoplasmaquerschnittfläche zweier entsprechender Sehzellen (3,7)

Wie schon aus dem anfangs erwähnten Zitat von DEMOLL hervorgeht, sind strukturelle Spezialisierungen auch eng gekoppelt mit verschiedenen physiologischen Leistungen. Nachweise solcher Leistungen können nur im Verhaltensexperiment erbracht werden. Neben der Biene ist die Ameise *C. bicolor* eine der verhaltensphysiologisch best untersuchten Hymenopteren-Arten. Eine Orientierung nach dem Polarisationsmuster des Himmels wurde bei ihr nachgewiesen (DUELLI, 1974, 1975). Es ist ebenfalls bekannt, dass für diese Sehleistung der kurzwellige Spektralbereich des Lichtes

verantwortlich ist (DUELLI, 1973, 1974). Ein Farbensehen im Sinne einer Unterscheidung verschiedener Wellenlängen oder Wellenlängengemische unabhängig von ihrer Intensität konnten TOGGWEILER (1972) und KRETZ (1977, 1979) in verhaltensphysiologischen Analysen nachweisen. Und schliesslich zeigten verschiedene Freilanddressurversuche mit künstlichen Landmarken, dass *C. bicolor* auch bezüglich des Formensehens beachtliche Leistungen erbringt (WEHNER, 1972; WEHNER und FLATT, 1972).

Um die zentralnervösen Mechanismen aufzuklären, die diesen Orientierungsleistungen zugrunde liegen, muss bekannt sein, wie die optische Umwelt auf dem Rezeptorraster abgebildet wird. Anatomische Daten allein erlauben es natürlich noch nicht, Aussagen über die Beziehungen zwischen dem Augenkoordinatensystem und dem Raumkoordinatensystem zu machen. Filmaufnahmen an frei laufenden Ameisen (WEILER, 1972; DUELLI, 1975) zeigten, dass die Kopfhaltung bezüglich des Raumes sehr konstant ist. Dies bedeutet, dass raumbezogene Parameter wie der Horizont oder der Zenit auch im Auge immer von denselben Regionen perzipiert werden.

In der vorliegenden Arbeit ging es zunächst darum, die Retina dreidimensional zu rekonstruieren. Dann sollte mit Hilfe optischer Methoden und anhand der Kenntnis der Kopfstellung freilaufender Tiere die in einem kopffesten Koordinatensystem definierte Blickrichtung bestimmter Retinabezirke in ein raumfestes Koordinatensystem überführt werden. Die topographischen Verhältnisse der Retina werden damit topologisch auf die Himmelskugel übertragen.

Im einzelnen galt es, folgende Punkte zu klären: Wie sind die drei von HERRLING gefundenen Retinula-Typen über das Auge verteilt? Treten in den bisher noch nicht untersuchten Augenregionen weitere Retinula-Typen auf? Wie schwanken die Mikrovilliaausrichtungen über grössere Retinabezirke hinweg? Wie ist die Retina vertikal gegliedert? Die anatomischen Befunde wurden zudem mit Untersuchungen an vier anderen Formiciden-Arten ergänzt.

Das Prinzip der Umkehrung des Strahlenganges, das natürlich auch für Insektenaugen gilt, ermöglichte es, eine Methode anzuwenden, mit der optische Achsen einzelner Retinulae bestimmt werden konnten. Der auf einem Goniometer fixierte Ameisenkopf wurde im umgekehrten Strahlengang (antidrom) unter einem Mikroskop beobachtet. Zu jeder aufleuchtenden Pseudopupille konnten auf dem Goniometer die entsprechenden sphärischen Koordinatenwerte abgelesen und in ein Raumkoordinatensystem eingetragen werden.

II. ANATOMIE

1. Material und Methode

1.1. Versuchstiere

Die meisten Untersuchungen wurden an Arbeiterinnen der Wüstenameise *Cataglyphis bicolor* Fabr. (Formicidae, Hymenoptera) durchgeführt. Von dieser Art wurden auch einige männliche Tiere histologisch bearbeitet. Von der gleichen Gattung stammen *Cataglyphis albicans* Typ A und *Cataglyphis albicans* Typ B. Typ A unterscheidet sich vom Typ B vor allem in Körpergrösse, relativer Länge der Labialtasterglieder III und IV, Petiolusform, Femur- und Tibiallänge sowie in Laufmuster und -geschwindigkeit. Zur Zeit laufen Untersuchungen, die zur Entscheidung führen sollen, ob es sich bei diesen beiden Typen um zwei Unterarten oder um zwei echte Arten handelt (WEHNER, in prep.).

All diese Tiere stammen aus Maharës in Südtunesien und werden bei uns in Gipsnestern gehalten.

Neben diesen Wüstenameisen wurden noch zwei einheimische Arten aus der gleichen Familie untersucht. Es handelt sich dabei um Arbeiterinnen von *Formica rufa* und *Serviformica fusca*. Beide Arten wurden von P.MUELLER bestimmt.

1.2. Histologische Methoden

1.2.1. Präparation und Fixierung

Die Versuchstiere werden für einige Minuten bei 4°C unterkühlt; anschliessend wird der Kopf vom Thorax getrennt. Durch einen Sagittal- und zwei Frontalschnitte werden die beiden Augen separiert und für ca. 1 Std. vorfixiert. Anschliessend werden die Gewebestücke noch kleiner präpariert, so dass nur noch Teile der gewünschten Augenregion mit einem Stück Kopfkapsel übrig bleiben. Für lichtmikroskopische Untersuchungen werden ganze Augen mit den optischen Ganglien verwendet.

Fixiert wird in einem Gemisch aus Glutaraldehyd und Formaldehyd in Phosphatpuffer (GA 2,5%, FA 2%). Das pH wird mit NaOH auf 7,4

eingestellt. Die gewünschte Osmolarität von ca. 300 mOsm erreicht man durch Zugabe von Glucose. Nach 3-5 stündiger Vorfixierung werden die Präparate mehrmals in Phosphatpuffer gewaschen. Einen ersten Kontrast sowie eine Nachfixierung erreicht man mit einer OsO_4 Lösung in S-Collidinpuffer (2 Teile 2%-ige OsO_4 Lösung + 1 Teil 0,2 m S-Collidinpuffer). Diese Nachfixierung dauert 2-4 Std. Entwässert wird über eine aufsteigende Alkoholreihe oder mit Dimethoxypropan (MULLER and JACKS, 1975). Anschliessend werden die Präparate in Epon nach LUFT (1961) eingebettet, wobei Propylenoxyd als Zwischenstufe dient. Zur Herstellung von Semidünnschnitten (1-2 μm) und Ultradünnschnitten (0,1-0,06 μm) wird ein Ultramikrotom des Typs REICHERT OM-U3 gebraucht. Die Semidünnschnitte werden mit Methylenblau gefärbt, die Ultradünnschnitte mit Uranylacetat (0,75%, 20-40 Min.) und Bleicitrat (6%, 5-10 Min.) nachkontrastiert. An einem LEITZ-Mikroskop Orthoplan mit entsprechender Kamera und ZEISS Objektiven werden die lichtmikroskopischen Beobachtungen und Fotografien gemacht. Für die elektronenmikroskopischen Untersuchungen wurde von Dr.P.WILD freundlicherweise ein PHILIPS Elektronenmikroskop, Typ 201, das der Abteilung für Virologie (Leitung Prof.Dr.R.WYLER) des Tierspitals gehört, zur Verfügung gestellt. Rasterelektronenmikroskopische Aufnahmen konnten an einem CAMBRIDGE Mikroskop (Stereoscan S-4) des Instituts für Cytobiologie der Universität (Leitung Prof.Dr.R.HOHL) gemacht werden (Aufnahmen: Frau D. METZGER).

1.2.2. Golgi-Methode

Zur Verfolgung einzelner Ommatidien oder einzelner Zellen von distal nach proximal benötigt man künstliche Marker. Elektrische Degenerierung einzelner kleiner Retinabezirke mit Wolfram-Elektroden (Reiz: 10 Sec., 2 V, 1 MHz) führten nicht zum gewünschten Erfolg, da zu grosse Gebiete zerstört wurden und mechanische Schädigungen auftraten (CAMPOS-ORTEGA und STRAUSFELD, 1972). Mit einer selektiven Silberimprägnation, modifiziert nach GOLGI,

konnten bessere Ergebnisse erhalten werden:

Auf die Aldehyd- und Osmiumfixierung folgt das Einlegen in eine 3%-ige Kaliumbichromatlösung während 7 Tagen bei Raumtemperatur und nachfolgendem Waschen in 0,75% Silbernitrat, bis sich kein roter Niederschlag mehr bildet. Anschliessend werden die Präparate für weitere 6-8 Tage bei Dunkelheit in Silbernitrat belassen. Entwässerung und Einbettung erfolgt nach der oben beschriebenen Methode. Um silbermarkierte Zellen zu erkennen, werden mit einem JUNG Schlittenmikrotom 60 µm Schnitte angefertigt und lichtmikroskopisch untersucht. Gewünschte Retinabezirke können anschliessend herauspräpariert und für elektronenmikroskopische Beobachtungen umgebettet und ultradünn geschnitten werden. Dazu wurde eine neue Methode entwickelt (MEYER und RAEGER, in prep.): Saubere Glasobjektträger (OT) werden kurz mit einem Teflon-Spray besprüht (Spray-Teflon, SEMADENI, Bern). Die 60 µm Schnitte werden auf den OTs mit frischem Epon eingeschlossen. Als Deckglas dient eine speziell zugeschnittene PVC-Folie mit der Dicke von 150 µm. Das PVC-Deckblatt führt nicht zu einer wesentlichen Verschlechterung der optischen Eigenschaften. Nach der Polymerisation des Epons und der Betrachtung im Lichtmikroskop lassen sich PVC-Deckblatt und Eponschicht ohne weiteres von den OTs abziehen. Das gewünschte Gewebestück kann nun mit einer Schere aus dem Eponblatt herausgeschnitten und für die weitere Untersuchung neu eingebettet werden.

1.3. Cornea-Replika

Zur genauen Lokalisierung von elektronenmikroskopischen Plänen wird das entsprechende Auge wie folgt präpariert: Die Cornea wird vom Epon freigelegt und mit einer sehr dünnen Schicht Nagellack überzogen. Lässt man diese Schicht 1-2 Std. trocknen, kann sie mit einem Irisskalpell vom Auge losgelöst und unter dem Mikroskop fotografiert werden. Anhand von Unregelmässigkeiten im Ommatidienraster ist es möglich, einen elektronenmikroskopischen Plan anschliessen auf dem Auge genau zu lokalisieren.

1.4. Teststatistik

1.4.1. t-Test

Zum Vergleich der Mittelwerte zweier unabhängiger Stichproben.

	Stichprobe 1	Stichprobe 2
$t = \frac{\bar{x} - \bar{y}}{\sqrt{\left(\frac{1}{n} + \frac{1}{m}\right) \frac{s_x^2 + s_y^2}{n+m-2}}}$	Mittelwert $\bar{x}$	$\bar{y}$
	Varianz s_x^2	s_y^2
	Anzahl Messungen n	m

1.4.2. Kreisverteilung

Um Vorzugsrichtungen von Mikrovilli-Längsachsen zu vergleichen, wird die Kreisverteilungsstatistik nach BATSCHELET (1965) verwendet. Folgende Grössen werden dabei berechnet:

$$x = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \cos \alpha_i$$

$$y = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \sin \alpha_i$$

α = einzelner Messwert

ϕ = mittlerer Winkel

$$r = \sqrt{x^2 + y^2}$$

$$\cos \phi = \frac{x}{r}, \quad \sin \phi = \frac{y}{r}$$

Die Streuung r kann Werte von 0 (Zufallsverteilung) bis 1 (streuungsfreie Verteilung) annehmen. Der RAYLEIGH-Test mit der Testgrösse $z = nr^2$ gibt an, wie stark r von 0 abweichen muss, um eine Zufallsverteilung auszuschliessen. Die Grenzwerte für $p = 0,05$ und $p = 0,01$ sind bei BATSCHELET (1965) tabelliert. Die Standardabweichung s [$s = \sqrt{2(1-r)}$ Radian] ist vergleichbar mit der Standardabweichung bei linear verteilten Daten.

1.4.3. Lineare Regression

Um die gegenseitige Abhängigkeit zweier Messparameter (z.B. Flächen von Cytoplasma und Rhabdomer) zu testen, wird eine Regressionsgerade konstruiert und der Regressionskoeffizient r berechnet (Taschenrechner SR-51; Texas Instruments). Daraus ist es möglich, einen t -Wert nach der Formel

$$t = \frac{r}{\sqrt{1 - r^2}} \sqrt{n - 2}$$

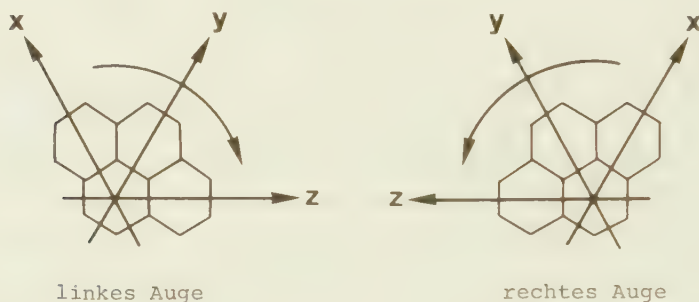
zu berechnen, und diesen mit einem t_{α} -Wert aus einer t -Test Tabelle zu vergleichen. So kann man prüfen, ob r genügend weit von 0 entfernt liegt, um die Nullhypothese (keine Korrelation zwischen den beiden Messparametern) abzulehnen.

Alle Flächen- und Winkelmessungen wurden mit dem MOP/AMO2 System (KONTRON), einem Gerät zur halbautomatischen Erfassung bildanalytischer Daten, in Kombination mit dem Tischrechner HP 9815 A, durchgeführt (Programme Dr.E.MEYER).

2. Resultate

2.1. Das Augenkoordinatensystem

Um eine Region im Auge genau zu lokalisieren, benötigt man ein Koordinatensystem. Das hexagonale Facettenmuster ist durch die drei Achsen x , y , z definiert (s. auch Fig. 2).



Bei natürlicher Kopfstellung von *C. bicolor* entspricht die x -Achse annähernd der dorso-ventralen Augenachse (Fig. 42). Die positive Seite der z -Achse weist stets zur lateralen Augenseite. Durch die Spiegelsymmetrie bezüglich der Sagittalebene des Kopfes ergeben sich in den beiden Augen umgekehrte Drehrichtungen, wenn man von x über y nach z fortschreitet.

2.2. Numerierung der Sehzellen

In dieser Arbeit wird die Sehzellnumerierung von HERRLING (1975, 1976) verwendet.

Die Retinulazellen aller drei Retinula-Typen werden so bezeichnet, dass die erste schmale Zelle, die nach der z -Achse in der Drehrichtung von x über y nach z erscheint, die Nummer 1 erhält; alle anderen werden im gleichen Drehsinn durchnummeriert. Der Bereich, in dem die Zelle Nr. 1 auftreten kann, umfasst also 180° .

2.3. Charakterisierung der Retinula-Typen

Das Auge von *C. bicolor* besteht nicht aus identischen repetitiven Untereinheiten. Drei regionsspezifische Ommatidientypen können gefunden werden (HERRLING, 1975, 1976). Ihre typischen Merkmale sind im distalen Ommatidienabschnitt am deutlichsten ausgeprägt. Zum besseren Vergleich werden die Typen ebenso wie in den Arbeiten von HERRLING (1975, 1976) mit I, II, III bezeichnet.

Der Typ I ist charakterisiert durch vier grosse Sehzellen (2,4,6,8) und vier sehr schmale Zellen (1,3,5,7), die alternierend zwischen den grossen Zellen liegen. Diese Ommatidien weisen im Querschnitt ein rundes Rhabdom auf (Fig. 10, 11).

Der Typ II unterscheidet sich vom Typ I dadurch, dass die Zellen 3 und 7 eine intermediäre Zellgrösse aufweisen. Wir finden hier also vier grosse Zellen (2,4,6,8), zwei mittelgrosse Zellen (3, 7) und zwei kleine Zellen (1,5). Der Rhabdomquerschnitt ist hier ebenfalls rund (Fig. 19).

Der Typ III unterscheidet sich vor allem durch seinen "hantel"-förmigen Rhabdomquerschnitt von den beiden anderen Typen (Fig. 3). Diese Einschnürung des Rhabdoms ist distal am deutlichsten ausgeprägt und nimmt nach proximal so weit ab, dass wir in der basalen Retina schliesslich rechteckige Rhabdomquerschnitte finden. Bezüglich der Zellgrösse und Zellform ähnelt dieser Hantel-Typ mit seinen vier grossen Zellen (2,4,6,8) und seinen vier kleinen Zellen (1,3,5,7) dem Typ I.

In den folgenden Kapiteln wird auf diese drei Typen und ihre Verteilung im Auge näher eingegangen. Die hier gewählte Reihenfolge der Darstellung von dorsal nach ventral drängt sich einerseits durch die regionale Anordnung dieser verschiedenen Retinula-Typen auf, andererseits wurde sie so gewählt, weil der dorsalen Augenregion im Zuge unserer orientierungsphysiologischen Arbeiten zur Zeit ein besonderes Gewicht beigemessen wird. Für die Interpretation vieler Verhaltensstudien an *C. bicolor* ist daher eine genaue Strukturaufklärung dieser Regionen unumgänglich.

2.4. Typ III-Region

2.4.1. Lage und Ausdehnung

Mit Hilfe der Corneareplika-Methode ist es möglich, Ommatidien, die auf histologischen Schnitten erkannt werden, mit den entsprechenden Facetten zu identifizieren. Diese Methode eignet sich in Randgebieten besonders gut, da hier Unregelmässigkeiten des Facettenrasters als Lokalisationshilfe benützt werden können.

Ein Augenbezirk von der Grösse der Typ III-Region kann histologisch an einem Präparat nur erfasst werden, wenn das Präparat so gekippt wird, dass man mehrere Schnittebenen erhält, die annähernd tangential zur Augenoberfläche liegen.

Nach dieser Methode eindeutig als Hantel-Ommatidien identifizierte Retinulae wurden auf den Lackabzug des gleichen Auges übertragen (Fig. 1). Das hier untersuchte Auge besitzt 1254 Ommatidien. Die 100 Typ-III Ommatidien entsprechen einem Anteil von 8%. Die entsprechenden Facetten wurden anschliessend zum Vergleich mit den Daten von anderen Augen auf ein "Einheitsauge" übertragen (Fig. 2). Dieses Einheitsauge weist die gleiche Anzahl z-Reihen auf (± 1) wie die hier untersuchten Augen.

Die Grenze zwischen den Typ III- und den anschliessenden Typ I-Ommatidien ist abrupt. Es treten keine intermediären Formen auf. Trifft man auf einen grossen elektronenmikroskopischen Schnitt gewisse Hantel-Ommatidien in ihrem proximaleren Teil, können sie trotz der nicht mehr ausgeprägten Hantelform anhand des rechteckigen Rhabdomes und der typischen Mikrovilliausrichtung (Fig. 3) eindeutig als Typ III-Retinulae angesprochen werden. Die in den Figuren 1 und 2 eingezeichneten Grenze konnte an mehreren Präparaten bestätigt werden.

In dieser dorsomedianen Randzone ist das x-y-z-Koordinatensystem für die Ortsbeschreibung nicht mehr brauchbar. Es gibt auch keine genau lokalisierbaren Ursprungspunkte der einzelnen Koordinaten, wie man sie zum Beispiel bei der Biene (RAEBER, 1975) findet. Trotzdem lässt sich die Region folgendermassen umschreiben:

Betrachtet man das Auge (Fig. 2), so liegen die Facetten der Typ III-Ommatidien im dorsomedianenen Randgebiet. Die Lage des Auges in Figur 2 entspricht der Lage bei einer physiologischen Kopfstellung, wie sie DUELLI (1975) anhand von Filmaufnahmen bestimmen konnte (vgl. Fig. 42).

Legt man durch die Region eine dorso-ventrale Symmetrieachse, so liegt diese genau in der Richtung der x-Achse. Hier zeigt die Region auch ihre grösste Ausdehnung in x-Richtung (5-6 Facetten). Von dieser Symmetrieachse aus verzweigt sich die Region nach beiden Seiten, bis sie schliesslich mit je einer Facette am medianen und dorsalen Augenrand endet. Der Endpunkt am medianen Augenrand liegt etwa auf der Höhe der 20. z-Reihe, wenn von dorsal gezählt wird. Die Unregelmässigkeiten in den x-, y- und z-Reihen erlauben es nicht, den Endpunkt am dorsalen Augenrand in ähnlicher Weise anzugeben. Hier endet die Region kurz vor der Krümmung, d.h. dort, wo der dorsale Augenrand in den lateralen Augenrand übergeht.

Die Lagebeschreibung dieser Region bezüglich des Raumkoordinatensystems folgt im Kapitel IV.1.

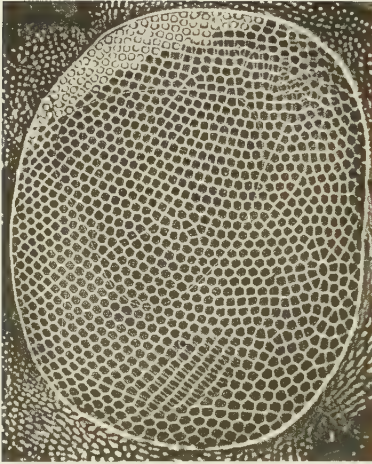


Fig. 1:

Lackabzug eines Auges von *C. bicolor*. Die weissen Punkte markieren Facetten von Typ III-Retinulae. Diese Retinulae wurden anhand von elektronenmikroskopischen Bildern identifiziert.

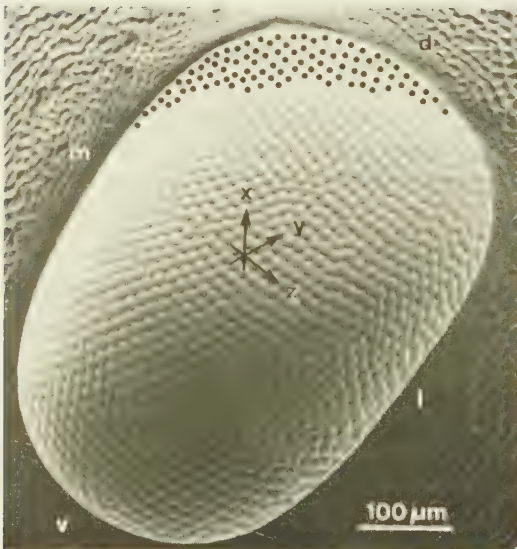


Fig. 2:

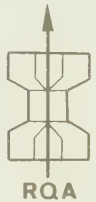
Rasterelektronenmikroskopische Fotografie eines Auges von *C. bicolor* bei natürlicher Kopfstellung (vgl. Fig. 42). Die Typ III-Retinula von Fig. 1 wurden auf dieses nicht identische Auge übertragen. Die Pfeile geben die Richtungen der x-, y- und z-Achsen an.

d: dorsal l: lateral
m: median v: ventral

2.4.2. Ausrichtung der Hantel-Rhabdome

Durch die präzise Rhabdomstruktur und die äusserst genaue Ausrichtung der Mikrovilli in zwei um 90° voneinander abweichende Richtungen, ist es möglich, eine Rhabdomquerachse (RQA) zu definieren, die mit einer der beiden Mikrovilliausrichtungen identisch ist (Fig. 3). Definiert man die RQA als die Längsachse des Rhabdomquerschnittes, so ist ihre Ausrichtung parallel zur Mikrovilliausrichtung der Rhabdomere der Zellen 1, 5 und orthogonal zu jener der Mikrovilli der Rhabdomere 2, 3, 4, 6, 7, 8 und 9.

Betrachtet man nun die Querachsen aller Typ III-Retinalae auf einem elektronenmikroskopischen Plan, so fällt einem sofort ein fächerartiges Muster auf (Fig. 4, 5). Die Querachsen sind um ein Zentrum angeordnet, das dort auf dem Augenrand zu liegen scheint, wo die angenommene Symmetrieachse (s. Kap. 2.4.1.) diesen dorsalen Augenrand schneidet. Es ergibt sich somit nicht nur eine Spiegelsymmetrie bezüglich der Ausdehnung der Region, sondern auch bezüglich der Ausrichtung der Querachsen. Im mittleren Bereich der Region liegen die RQA annähernd senkrecht zum Augenrand, sieht man von der kleinen Streuung benachbarter Achsen ab. Je mehr man an den lateralen Rand der Region kommt, desto mehr geht die RQA-Ausrichtung in eine dem Augenrand parallele Ausrichtung über. Der Fächer umspannt in dieser Schnittebene einen Winkel von ca. 140° - 150° . Um möglichst viele Typ III-Retinalae in einem Plan zu erfassen, musste ein Schnitt gewählt werden, bei dem die zentralen Rhabdome in einer Tiefe von 50 - $60\text{ }\mu\text{m}$, die randständigen hingegen viel weiter distal getroffen wurden. In dieser Tiefe treten im Zentrum der Region aber schon leichte Unregelmässigkeiten auf. Betrachtet man Pläne ganz distal (Fig. 4), tritt die fächerartige Anordnung der Rhabdomquerachsen noch viel regelmässiger in Erscheinung.



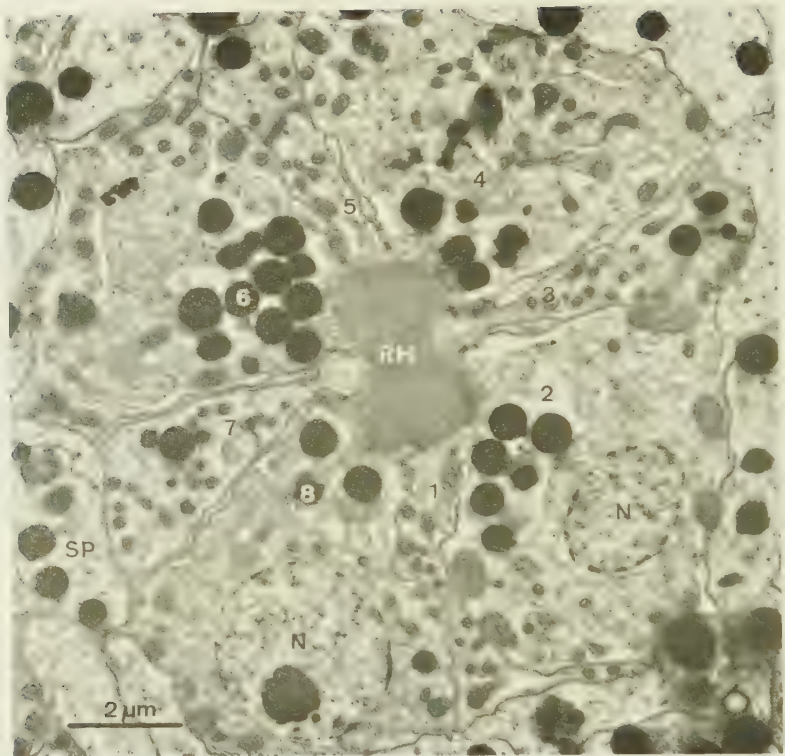


Fig. 3: Querschnitt durch eine Typ III-Retinula auf der Höhe der ersten Kernregion. Man beachte die schmäleren Mikrovilli der Rhabdomere 1,3,5,7.

N: Nukleus

RH: Rhabdom

SP: sekundäre
Pigmentzelle

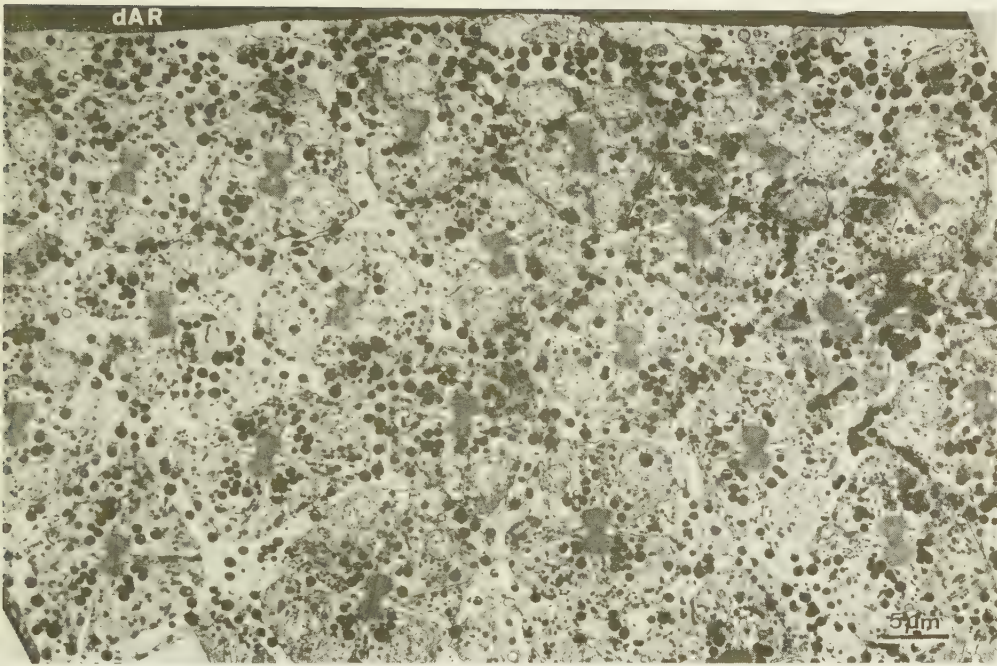


Fig. 4: Elektronenmikroskopischer Planausschnitt aus der Typ III-Region. Bei vielen grossen Zellen (2,4,6,8) wurde der Kern angeschnitten. Schon in diesem kleinen Ausschnitt ist die fächerförmige Rhabdomausrichtung deutlich zu erkennen.

dAR: dorsaler Augenrand

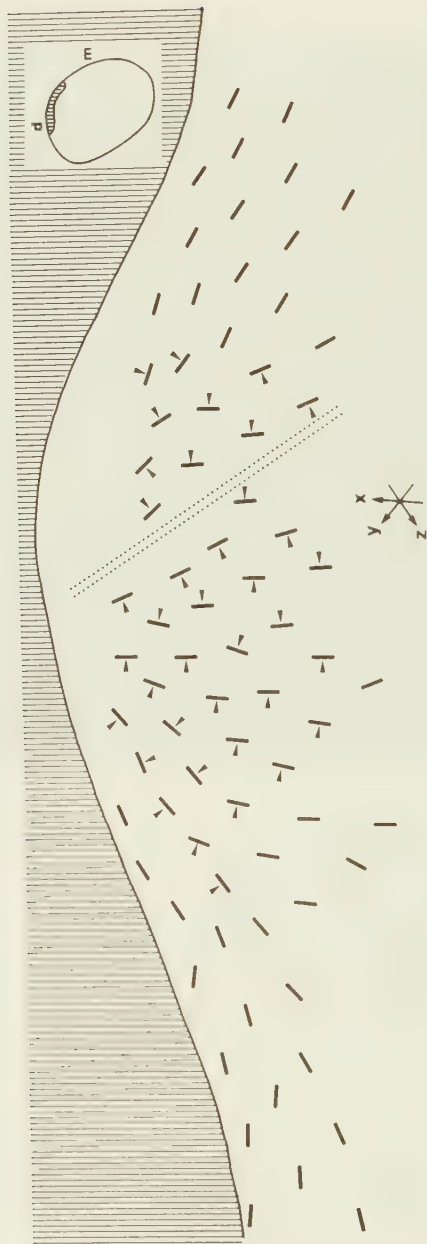


Fig. 5: Darstellung der Rhabdomquerachsen von 75 Typ III-Retinulae. Bei einigen Retinulae wurde mit einem Pfeil die Eintrittsrichtung der 9. Zelle markiert. Alle diese 9. Zellen treten orthogonal zur RQA hinzu. Die fächerförmige Ausrichtung der RQA ist gut sichtbar. Punktuelle Doppellinie: Artefakt auf dem elektronenmikroskopischen Plan. Die Einschaltfigur zeigt die Lage der dargestellten Region im Auge.

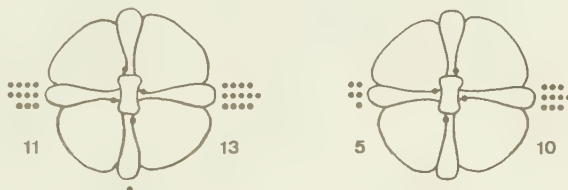
2.4.3. Die neunte Zelle

Die neunte Zelle tritt im proximalsten Drittel, d.h. in einer Tiefe von ca. 50 μm , dem Zellverband bei (s. auch HERRLING, 1975, 1976). In 39 von 40 untersuchten Fällen tritt sie von der Seite ein, d.h. ihre Mikrovilli sind orthogonal zur RQA ausgerichtet (Fig. 5, 6, 7). Oft werden nach ca. 10 μm die Mikrovilli der Zelle 3 resp. 7 aus dem Rhabdomverband verdrängt. Diese Zelle zieht als Axon im Zellverband bis zur Basalmembran.

Anhand der Kristallkegelfortsätze kann man zwei Ommatidientypen unterscheiden, die durch Drehung nicht ineinander überführbar sind. Zwischen diesen beiden Typen und den Eintrittsstellen der 9. Zellen besteht keine Korrelation (Fig. 6).

Fig. 6:

Eintrittsrichtung der 9. Zellen in den Rhabdomverband der 2 spiegelsymmetrischen Typ III-Retinulae.



2.4.4. Kernlagen

Die Kerne der vier grossen Sehzellen (2,4,6,8) erscheinen gemeinsam in der ersten Kernlage 5-15 μm unter dem Kristallkegel. Die Kerne der Zellen 1,3,5,7 bilden eine zweite Kernlage, wobei häufig die Kerne der Zellen 1 und 5 zuerst, d.h. weiter distal erscheinen. Die Kerne der 9. Zellen treten in einer dritten Kernlage auf.

2.4.5. Die vertikale Gliederung der Typ III-Retinulae

In einem Präparat wurden mehrere Ommatidien des Typs III in 11 Schnittebenen untersucht. Da in dieser Randregion nie ein Golgi-

Markierung zu finden war, konnten die Ommatidien nicht ganz bis zur Basalmembran verfolgt und identifiziert werden. Bei einer Gesamtrhabdomlänge von 75 μm (HERRLING, 1975) sind aber lediglich die letzten 10 μm nicht direkt untersucht.

Aus der Figur 7 ist ersichtlich, dass das gesamte Ommatidium vom Kristallkegel bis kurz über die Basalmembran gestreckt ist und keine Drehung um seine Längsachse zeigt, wie dies für die Ommatidien von *Myrmecia gulosa* (MENZEL, 1975) und für *Apis mellifera* (GRUNDLER, 1974; WEHNER, BERNHARD, GEIGER, 1975) nachgewiesen wurde. Bei *Apis mellifera* weisen die Ommatidien ganz dorsal in der sog. Neunerregion ebenfalls keinen Twist auf (RAEBER, 1975).

Die typische Hantelform ist auch noch in einer Tiefe von 30-40 μm unterhalb der Kristallkegelspitze zu erkennen. Die eingedellte Rhabdomform geht dann in eine eher abgerundete rechteckige Form über.

Misst man nun die Mikrovilliausrichtungen der einzelnen Rhabdomere in den verschiedenen Tiefen aus, so stellt man eine erstaunliche Genauigkeit der Ausrichtung fest. Die Mikrovillirichtungen in der ersten Schnittebene wurden bezüglich einer Achse vermessen, die ungefähr der z-Achse entspricht (0°). Die Mikrovillirichtungen der folgenden Pläne wurden mit diesen verglichen (Fig. 8, 9a,b,c). Die kreisstatistisch berechnete Streuung zeigte immer Werte von $s < 7^\circ$. Aus diesen Ausmessungen ist auch ersichtlich, dass die exakte orthogonale Rhabdomstruktur, die in den distalsten Ebenen auffällt, bis zur Basalmembran beibehalten wird. Dort, wo die Mikrovilli der 9. Zelle zum Rhabdomverband stoßen, beobachtet man häufig eine gewisse Abweichung der benachbarten Mikrovillirichtungen (Fig. 8).

Fig. 7:

Typ III-Retinula in vier Ebenen von distal nach proximal. Die μm -Angaben beziehen sich auf die Tiefe unterhalb der Kristallkegelspitze. Mikrovillirichtungen sind durch kurze Striche dargestellt.

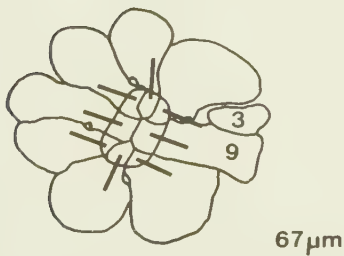
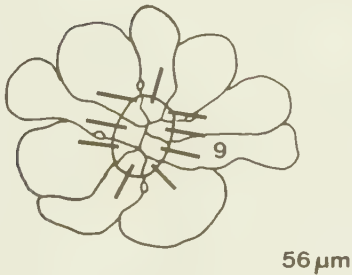
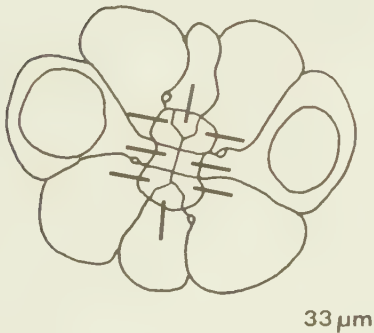
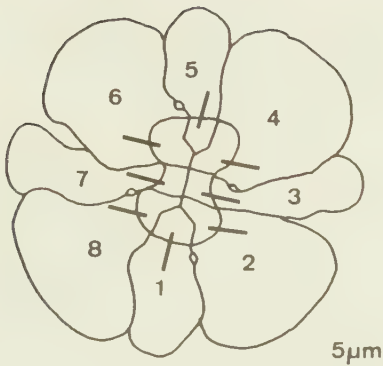


Fig. 8: Schematische Darstellung der Mikrovilliausrichtungen in einem Typ III-Ommatidium in vier verschiedenen Ebenen. Zahlen im Rhabdom geben die Tiefe unterhalb des Kristallkegels an.

Fig. 9a, b, c: Darstellung der Mikrovilliausmessungen von distal nach proximal für drei Retinula-Beispiele. Die Richtung ϕ , die in einem Kreis eingezeichnet ist, entspricht dem Mittelwert aus den Messungen in vier verschiedenen Tiefen. Die Sektorbegrenzung gibt die Streuung an, die nach Kreisverteilungsstatistik errechnet wurde. Da die 9. Zelle nur in zwei Ebenen getroffen wurde, ist für sie keine Streuung angegeben. 0° bezeichnet die Richtung einer Bezugslinie (positive Richtung der z-Achse). Die Zahl oberhalb eines Kreises entspricht der Sehzellnummer, die Zahlen unterhalb eines Kreises bedeuten den mittleren Winkel ϕ und die Streuung S° (vgl. Tabelle 5).

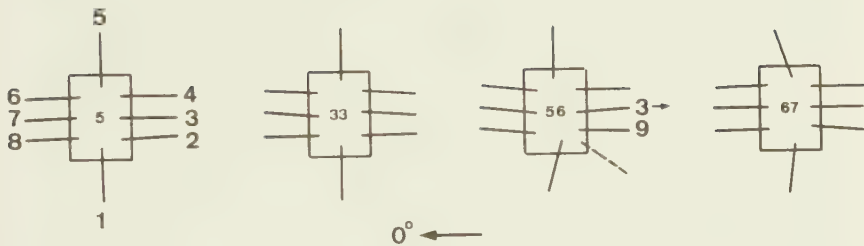


Fig. 8:

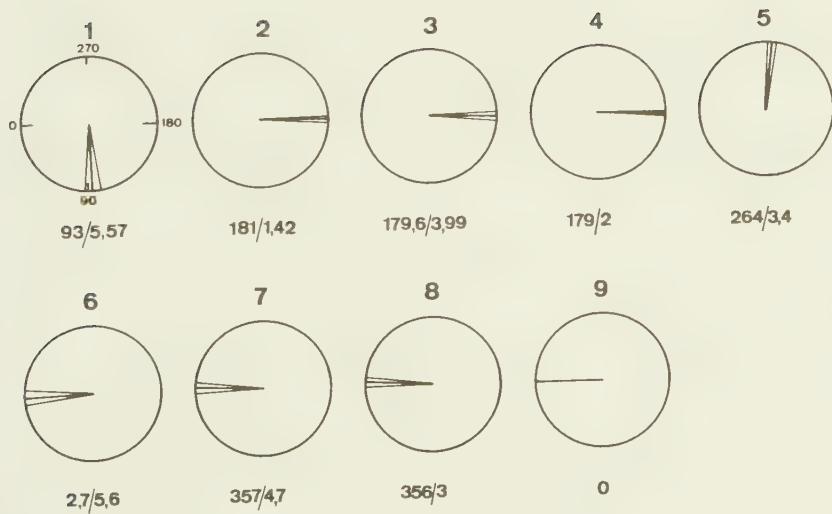


Fig. 9a:

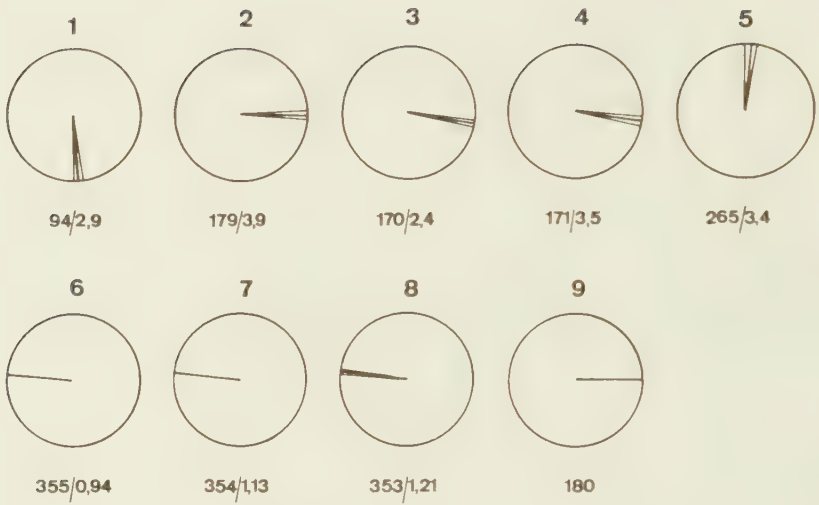


Fig. 9b:

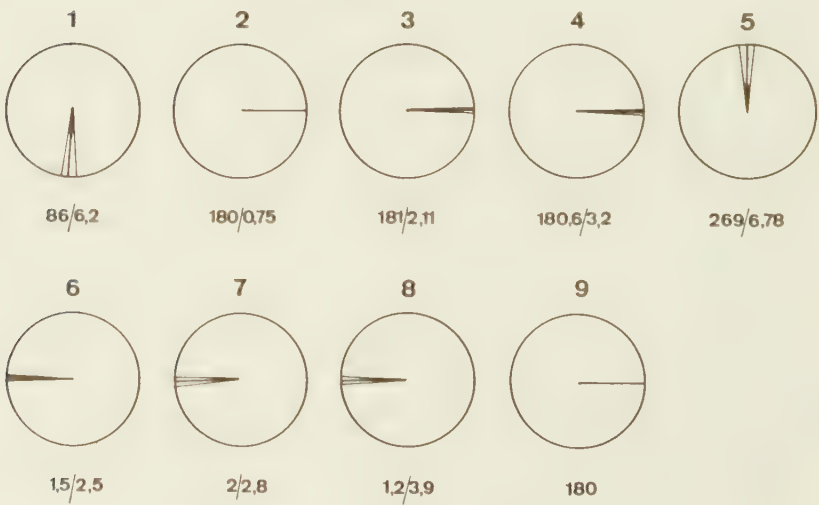


Fig. 9c:

2.4.6. Cytoplasma-, Rhabdom-, Rhabdomerflächen und Pigmentgehalt

Um einzelne Sehzellen zu charakterisieren, sei es für die Interpretation von Pupillenreaktionen oder um Empfindlichkeiten anhand unterschiedlich grosser rezeptiver Flächen zu schätzen, ist es notwendig, quantitative Flächenmessungen durchzuführen sowie den Pigmentgehalt der einzelnen Sehzellen zu bestimmen. Rhabdomerflächenmessungen verdanken wir schon HERRLING (1975, 1976). Die von ihm verwendete Methode beruhte aber auf einem Schätzverfahren, so dass seine Resultate nicht direkt zum Vergleich herangezogen werden können. Auch die Pigmentgranulabestimmung muss hier noch einmal wiederholt werden, damit unter gleichen Messbedingungen Regionen, die bei HERRLING noch nicht untersucht wurden, und Regionen bei anderen Species miteinander verglichen werden können. Mit dem MOP-Messsystem ist es möglich, Messungen bis auf eine Genauigkeit von 0,1 μm durchzuführen. Da die ausgewerteten Fotos bei einer 4000-8000-fachen Endvergrösserung gemacht wurden, ergibt sich eine Messgenauigkeit von 0,025-0,0125 μm .

Alle Messungen erfolgten wenige μm unterhalb des Kristallkegels. Die Gesamtrhabdomfläche der Hantelrhabdome liegt im Mittel bei 10 μm^2 . Davon fallen auf die Rhabdomere der Zellen 2,4,6 und 8 je 1,7 μm^2 , auf diejenigen der Zellen 3 und 7 je 0,9 μm^2 und auf die Rhabdomere der kleinen Zellen 1 und 5 je 0,66 μm^2 . Misst man den Cytoplasmaanteil der Zellen, kommt man auf folgende Werte: Die Retinulazellen 2,4,6,8 besitzen eine Fläche von rund 20 μm^2 , die Zellen 3 und 7 je ca. 8 μm^2 und die kleinen Zellen weisen einen Cytoplasmagehalt von ca. 7 μm^2 auf.

Zählt man die Schirmpigmentgranula, so fallen auf die grossen Zellen je 7,3 (2,56 μm^2), auf die mittleren je 4 (0,87 μm^2) und auf die kleinen 2,16 (0,36 μm^2).

Die hier angegebenen Daten sind in den Tabellen 1, 2, 3 und in den Figuren 37, 38 mit Mittelwert und Standardabweichung nochmals dargestellt. Im Kapitel 2.12. werden sie zum Vergleich mit den Daten anderer Regionen herangezogen.

2.5. Typ I-Region

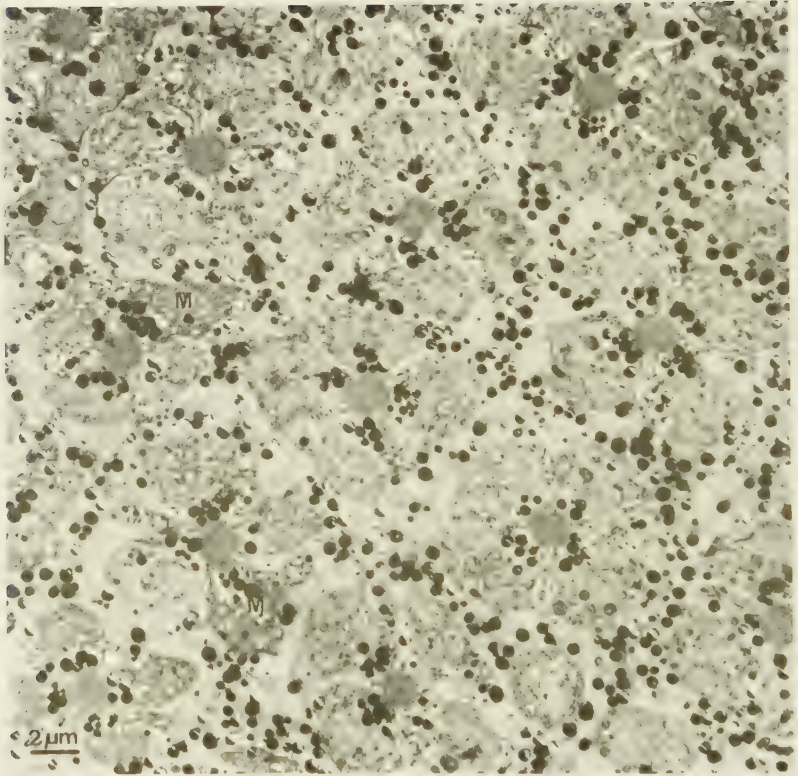


Fig. 10: Distaler Planausschnitt aus der Typ I-Region. In einigen grossen Zellen (2,4,6,8) sind die Kerne zu erkennen. Zellen mit elektronendichterem Plasma dienen als natürliche Marker (M) und können von distal nach proximal verfolgt werden.



Fig. 11: Zeichnung eines Planausschnittes in der Typ I-Region. Der Unterschied zwischen den grossen und den kleinen Zellen ist deutlich erkennbar. Die Mikrovilliausrich-tungen der grossen Zellen sind durch Striche angegeben. Die Einschaltfigur zeigt die Lage des entsprechenden elektronenmikroskopischen Planes.

2.5.1. Lage und Ausdehnung

Ungefähr die Hälfte (560 I / 510 II) aller Retinulae im Auge von *C. bicolor* gehören diesem Typ mit vier grossen und vier kleinen Zellen an (Fig. 10, 11). Betrachtet man wiederum das Auge in natürlicher Lage (Fig. 42), so nimmt dieser Typ, mit Ausnahme der Typ III-Region, die ganze dorsale Augenhälfte ein (Fig. 12). Die dorsale Begrenzung ist einerseits durch die ventrale Begrenzung der Hantelregion, anderseits durch den Augenrand gegeben. Die ventrale Grenze der Region wurde anhand mehrerer elektronenmikroskopischer Präparate rekonstruiert.

Bei der Präparation der Pyramide zur Herstellung der Ultradünnschnitte wurde schrittweise vorgegangen und die Lage jeder Kante bezüglich des x-, y-, z-Koordinatensystems genau bestimmt. Es wurde auch darauf geachtet, dass je zwei Kanten parallel zu einer Augenachse (meist der z-Achse) zu liegen kamen (Fig. 13, 14, 15). Auf den elektronenmikroskopischen Plänen wurden anschliessend die einzelnen Retinulae dem Typ I oder Typ II zugeordnet. Es traten nur selten Typen auf, die weder zur einen noch zur anderen Gruppe gezählt werden konnten. Die so erhaltenen Grenzen zwischen den beiden Regionen wurden auf ein rasterelektronenmikroskopisches Bild übertragen. Da alle zu diesem Zwecke untersuchten Augen die gleiche Anzahl z-Reihen aufwiesen, ergab sich eine kontinuierliche Grenzlinie. Diese gute Uebereinstimmung deutet auch auf eine konstante Lage dieser Abgrenzung hin.

Am medianen Augenrand beginnt die Grenzlinie ungefähr auf der Höhe der 32. z-Reihe (von dorsal gezählt), nimmt einen gekurvten Verlauf, der mit keiner der drei Augenachsen identisch ist, und endet am lateralen Augenrand auf der Höhe der 9. z-Reihe (Fig. 12). Dieser Verlauf, auf einer zweidimensionalen Fotografie betrachtet, lässt noch nicht genau erkennen, welche Raumlage diese Grenze einnimmt. Darauf wird im Kapitel IV. eingegangen.

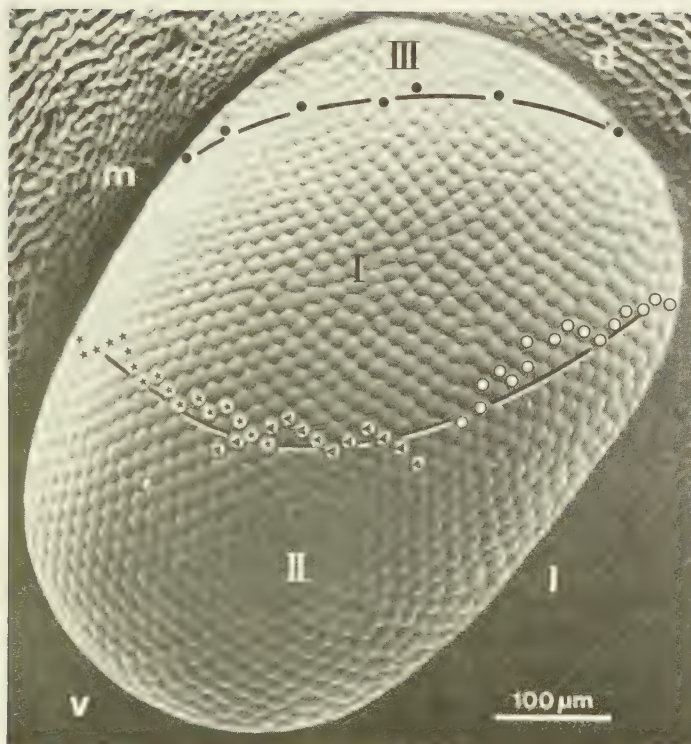


Fig. 12: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme eines linken Auges von *C. bicolor* mit eingezeichneten Grenzlinien zwischen den drei Regionen (I,II,III).

- Begrenzung der Typ III-Region (vgl. Fig. 1 und 2)
 - * vgl. Fig. 13
 - ▲ vgl. Fig. 14
 - vgl. Fig. 15
- } — Grenzlinie zwischen Typ I und Typ II
(Die Symbole gehören Typ I-Retinulae an)
- Restliche Symbole wie in Figur 2.
- Die hier eingetragenen Grenzlinien stammen aus Untersuchungen, die an sechs verschiedenen, aber gleich grossen Augen gemacht wurden.

Fig. 13, 14, 15: Schematische Darstellung der Typ I- und Typ II-Retinulae dreier elektronenmikroskopischer Pläne. Die Lage der einzelnen Pläne ist in den entsprechenden Einschaltfiguren angegeben.

- ○ : Kristallkegel
-  : Typ I: Striche geben die Ausrichtung der 4 schmalen Zellen (1,3,5,7) an.
-  : Typ II: Striche zeigen die Richtung der Zellen 1 und 5 an.
-  - ○ : Retinulae, die nicht mit Sicherheit einem der beiden Typen zugesprochen werden können.
- : Grenzlinie zwischen Typ I- und Typ II-Region (vgl. Fig. 12).

Die Striche bedeuten immer die Ausrichtung der schmalen Zellen. Im Typ I heisst dies die Ausrichtung der Zellen 1,3,5,7 und entsprechend im Typ II die Ausrichtung der Zellen 1 und 5. Die elektronenmikroskopischen Pläne, die in den Figuren 13,14,15 schematisch dargestellt sind, wurden bei kleiner Vergrösserung aufgenommen, so dass es nicht möglich war, auf ihnen die Mikrovillirichtungen zu erkennen. Von den gleichen elektronenmikroskopischen Schnitten wurden aber gewisse Stellen mit einer stärkeren Vergrösserung fotografiert und davon ebenfalls Pläne erstellt. Anschliessend wurden die Zellausrichtungen mit den entsprechenden Mikrovillirichtungen (Erwartungswert = 0°) verglichen und nach Kreisstatistik ausgewertet. Bei einem n von 15 ergab sich ein R von 0,99 und eine Streuung (S°) von $6,35^\circ$. Z beträgt 14,82; ein Wert, der nach dem Rayleigh-Test eine hohe Signifikanz für Gerichtetheit anzeigt.

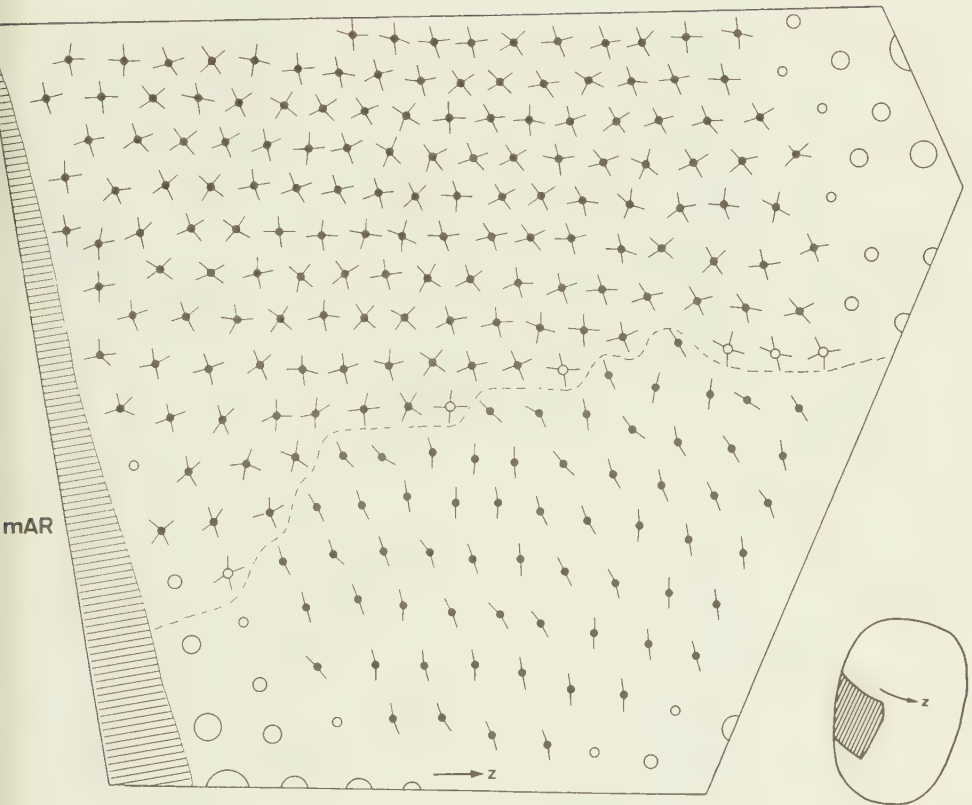


Fig. 13: mAR: medianer Augenrand

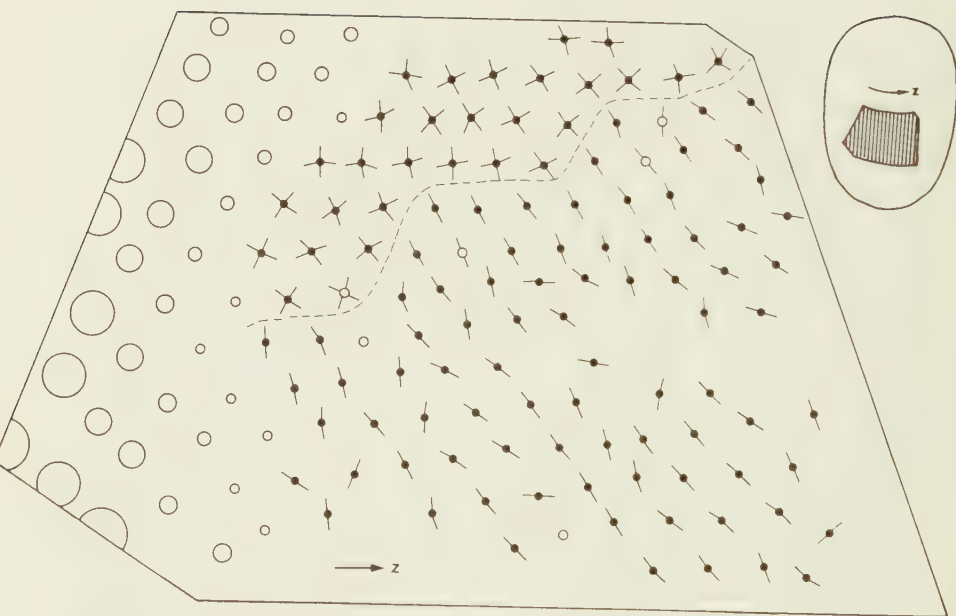


Fig. 14:

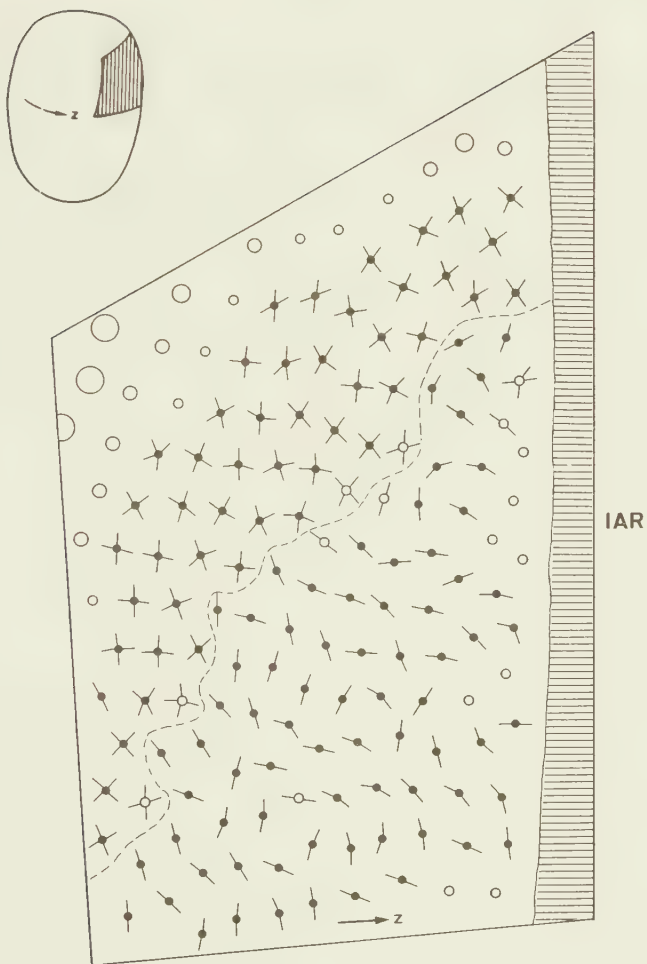


Fig. 15: IAR: lateraler Augenrand

2.5.2. Ausrichtung der Typ I-Retinulae

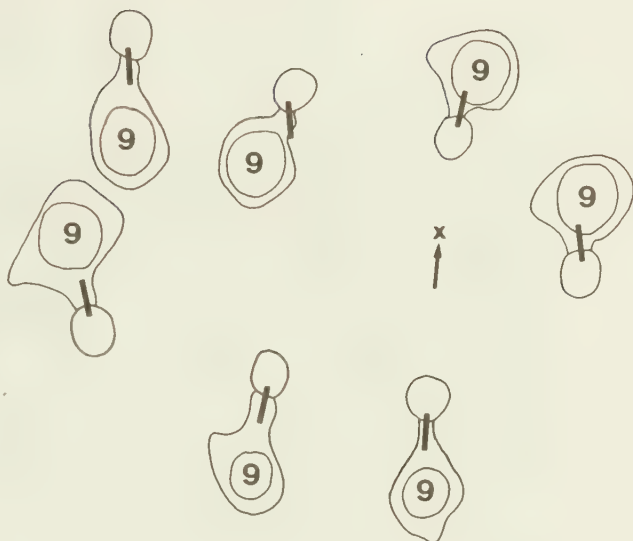
Die statistische Erfassung der Mikrovilliausrichtungen in diesem Gebiet wurde schon bei HERRLING (1975, 1976) publiziert. Die Typ I-Ommatidien im Anschluss an die Typ III-Region zeigen eine relativ breite Streuung der Mikrovilliausrichtungen, während diese Streuung in einer mittleren Augenregion viel geringer ist (HERRLING, 1975 Fig. 15a-c, 1976 Fig. 6a-c). Diese Tatsache geht auch aus den Figuren 13, 14 und 15 hervor. In diesen Figuren sind stellvertretend für die Mikrovilliausrichtungen jeweils die Ausrichtungen der kleinen Zellen angegeben. Die Uebereinstimmung dieser beiden Richtungen wurde aber statistisch gesichert (Text zu Fig. 13). Würde man in der an die Hantelregion angrenzenden Typ I-Region ebenfalls eine RQA definieren, die durch diejenigen beiden kleinen Zellen führt, die in Richtung der dorsolateralen Ecke angeordnet sind, würde man ebenfalls noch schwach die fächerförmige Anordnung finden, wie sie in der Typ III-Region deutlich zum Ausdruck kommt.

2.5.3. Die neunte Zelle

Die 9. Zelle tritt bei diesem Typ schon ca. in der Mitte der gesamten Rhabdomlänge dem Rhabdomverband bei. In der daraufhin untersuchten Region ist dies bei einer Tiefe von 45-55 μm unterhalb der Kristallkegelspitze. Eine andere Retinulazelle wird bei diesem Eintritt nicht verdrängt, so dass alle 9 Sehzellen am Rhabdom teilhaben, das sich erst kurz oberhalb der Basalmembran auflöst. Von hier an ziehen die Zellen als Axone weiter und durchqueren die Basalmembran. Die 9. Zelle tritt parallel zu der oben erwähnten Rhabdomquerachse in den Zellverband ein (Fig. 16), d.h. gerade orthogonal zur Eintrittsstelle der 9. Zelle in den Typ III-Retinulae.

Fig. 16:

Eintrittsrichtungen von 9. Zellen in der Typ I-Region. Die Zellen konnten an ihren Kernen als 9. Zellen erkannt werden. Striche geben die Mikrovillirichtungen der Rhabdomere dieser 9. Zellen an.



2.5.4. Die vertikale Gliederung der Typ I-Retinulae

Figur 17 zeigt ein Beispiel eines Typ I-Ommatidiums in vier verschiedenen Tiefen. Die vier kleinen Zellen wurden durch die Schraffur hervorgehoben. Das Charakteristikum dieses Typs – die vier kleinen Zellen, die je zwischen zwei benachbarten grossen Zellen liegen – ist auch 25 μm unterhalb der Kristallkegelspitze noch ausgeprägt. In 50 μm Tiefe kann man die kleinen von den grossen Zellen nicht mehr unterscheiden. Auch dieser Retinula-Typ zeigt keine Drehung um seine Längsachse. Die Zellen sind bezüglich der x-, y-, z-Koordinaten von distal bis proximal konstant ausgerichtet. Misst man hingegen die Mikrovillirichtungen aus und berechnet die Streuung, so ist diese sehr viel grösser als bei den Typ III-Ommatidien. Sie kann hier bis zu 20° betragen (Fig. 18). Dies bedeutet, dass beim Typ I nicht nur die Streuung bezüglich der Mikrovillirichtungen gleicher Zellen benachbarter Ommatidien in einer Ebene sehr gross ist, sondern auch diejenige der Mikrovillirichtungen einer Zelle von distal nach proximal.

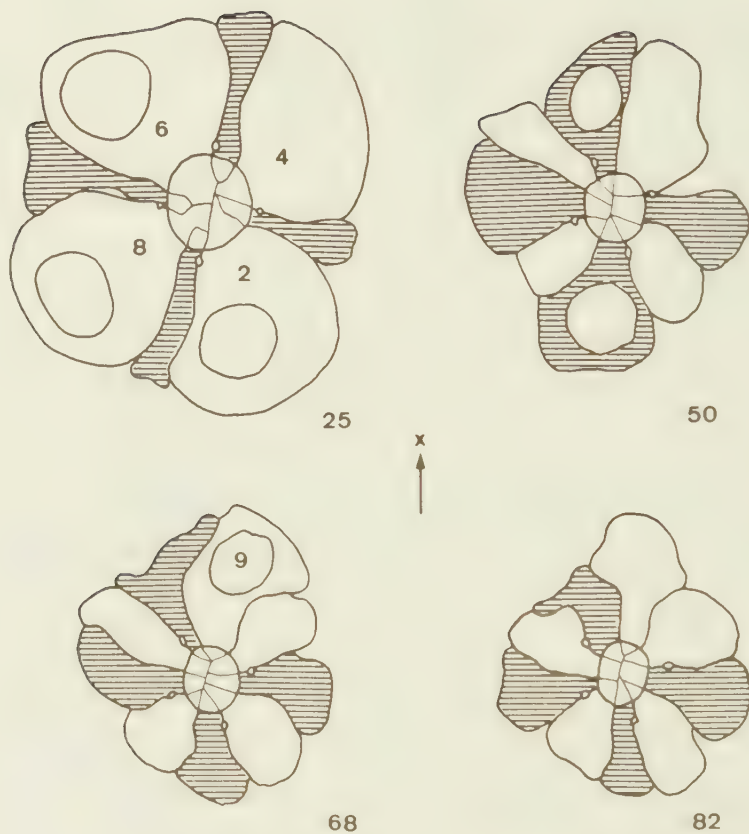


Fig. 17: Typ I-Retinula in vier verschiedenen Tiefen. Die Zellen 1,3,5 und 7 sind durch Schraffur hervorgehoben. Bezüglich der eingezeichneten x-Achsen ist der Zellverband sehr genau ausgerichtet.

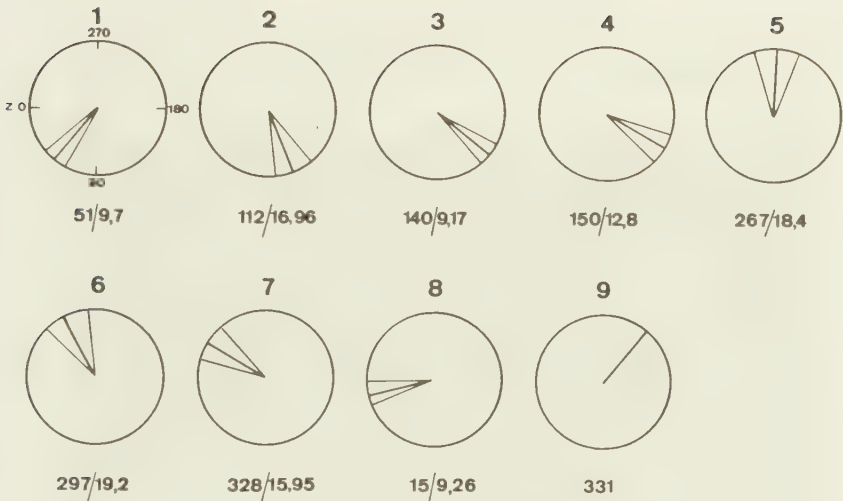


Fig. 18: Mittelwerte und Streuung der Mikrovillirichtungen der Rhabdomere einer Typ I-Retinula. Die Mittelwerte und Streuungen wurden aus den Messungen in 4 verschiedenen Tiefen errechnet. Die Zahl oberhalb eines Kreises entspricht der Sehzellnummer, die Zahlen unterhalb eines Kreises bedeuten den mittleren Winkel ϕ und die Streuung S° (vgl. Tabelle 5).

2.5.5. Cytoplasma- und Rhabdomerflächen

Der Unterschied der Cytoplasmaflächen zwischen den grossen (2,4, 6,8) und den kleinen Zellen (1,3,5,7) ist bei diesem Retinulotyp noch ausgeprägter als beim Typ III. Die Fläche der grossen Zellen beträgt rund $20 \mu\text{m}^2$, diejenige der kleinen Zellen $4 \mu\text{m}^2$. Die Gesamtrhabdomfläche mit $5 \mu\text{m}^2$ ist bedeutend kleiner als die Rhabdomfläche der Hantelrhabdome. Die Rhabdomerfläche der grossen Zellen beträgt im Mittel $0,85 \mu\text{m}^2$, die Fläche der kleinen Rhabdomere rund die Hälfte, nämlich $0,38 \mu\text{m}^2$. Die genauen Messdaten sind in den Tabellen 1, 2 und in den Figuren 37, 38 nochmals dargestellt.

2.6. Typ II-Region

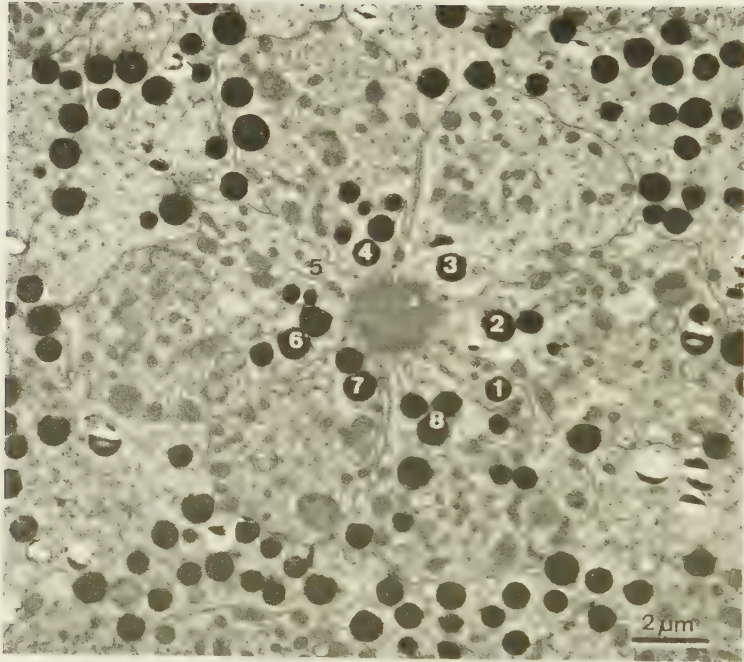


Fig. 19: Querschnitt durch eine Typ II-Retinula in einer mittleren Augenregion.

2.6.1. Lage und Ausdehnung

Die Typ II-Retinulae kommen in der ganzen ventralen Augenhälfte vor (Fig. 12). Die dorsale Abgrenzung zur Typ I-Region wurde schon im Kapitel 2.5.1. besprochen. Die restliche Begrenzung bildet der ganze laterale, ventrale und der untere Teil des medianen Augenrandes. Zählt man auf einer rasterelektronenmikroskopischen Aufnahme die Facetten der Typ II-Region, kommt man auf ca. 510. Dies sind 50 weniger als bei der Typ I-Region (Total ca. 1200).

2.6.2. Ausrichtung der Typ II-Retinulae

Nimmt man die Ausrichtung der Zellen 1 und 5 stellvertretend für das ganze Ommatidium (vgl. Text zu Fig. 13), zeigt die Region zwischen dem medianen Augenrand und etwa der 14. x-Reihe (von median gezählt) die regelmässigste Ausrichtung (Fig. 13). Schon im mittleren Bereich nimmt der Ordnungsgrad stark ab (Fig. 14). Man stellt hier eine Drehtendenz dieser Achsen fest; je lateraler sich der betreffende Retinabezirk befindet, desto stärker tritt die Neigung nach dorsomedian in Erscheinung. Die Region längs des lateralen Augenrandes zeigt die unregelmässigste Anordnung (Fig. 15). Die statistischen Daten der Mikrovilliaausrichtungen bei HERRLING (1975 Fig. 17a-c, 1976 Fig. 7a-c) zeigen für diese Augenregion ebenfalls eine relativ grosse Streuung (r-Werte zwischen 5-8).

2.6.3. Die neunte Zelle

Die 9. Sehzelle gesellt sich schon in einer Tiefe zwischen 40 und 60 μm zu den übrigen acht Zellen. Die Gesamtlänge des Rhabdoms in der untersuchten Region beträgt ca. 140 μm . Die 9. Zelle schiebt sich neben eine der beiden kleinen Zellen (1 oder 5) in den Rhabdomverband ein (Fig. 20). Sie kann aber rechts oder links von einer dieser beiden Zellen auftreten. Selten werden Ausnahmen gefunden, bei denen die 9. Zelle orthogonal zu den Zellen 1 oder 5 eintritt.

Das Hinzutreten dieser Zelle hat nicht das Austreten einer anderen Zelle zur Folge. Der Rhabdomverband löst sich als Ganzes kurz über der Basalmembran auf (Fig. 21). Wir treffen hier also die gleiche Situation wie bei den Typ I-Retinualae an.

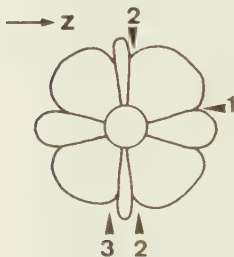


Fig. 20:

Eintrittsstellen von acht 9. Zellen in den Rhabdomverband von Typ II-Retinulae.

2.6.4. Kernlagen

Die Kerne der Zellen 1-8 erscheinen von distal nach proximal in drei Ebenen. Dabei kommen die Kerne der vier grossen Zellen (2,4,6,8) zuerst, anschliessend folgen die Kerne der mittleren Zellen (3,7) und zuletzt treten die Kerne der beiden kleinen Zellen auf. Die Kerne der 9. Sehzelle folgen erst in einer vierten Kernlage.

2.6.5. Die vertikale Gliederung der Typ II-Retinulae

Ein Präparat in der Typ II-Region wurde geschnitten, und auf 18 Ebenen konnten elektronenmikroskopische Pläne erstellt werden. Wie nach den bisherigen Befunden zu erwarten war, konnte keine Drehung der Retinulae um ihre Längsachse gefunden werden. Vielmehr zeigte sich auch hier eine konstante Ausrichtung des Rhabdomverbandes bezüglich des Augenkoordinatensystems. Dies sieht man deutlich an der Golgi-markierten Zelle Nr. 7 im Beispiel der Figuren 21, 22. Nur bis zu einer Tiefe von ca. 30 μm unterhalb des Kristallkegels kann der typische Zellgrössenunterschied, der diesen Retinulatyp charakterisiert, erkannt werden. Das Beispiel zeigt auch den frühen Eintritt der 9. Sehzelle (45 μm Niveau) und das Zusammenbleiben des Rhabdomverbandes bis zur Basalmembran.

Die erstaunliche Genauigkeit in der Ommatidienausrichtung von distal nach proximal spiegelt sich nicht in der Ausrichtung der einzelnen Rhabdome. Diese Messungen und Berechnungen entsprechen denen, die in den Typ I- und III-Regionen gemacht wurden. Die Figuren 23a, b, c zeigen drei Beispiele. Die Streuung der Mikrovilliaausrichtungen einzelner Rhabdomere von distal nach proximal kann bis 30° betragen, liegt aber meist zwischen 15° und 25° . Figur 24 zeigt die Mikrovillirichtungen der einzelnen Rhabdomere eines Ommatidiums in zehn verschiedenen Tiefen. Verfolgt man hier die Ausrichtung einzelner Rhabdomere, sieht man oft sprunghafte Richtungsänderungen von einer Schnittebene zur nächstfolgenden. Solche sprunghaften Änderungen wurden auch bei *Myrmecia gulosa* (MENZEL, 1975) und in der dorsalsten Randregion von *Apis mellifera* (RAEBER, 1975) gefunden.

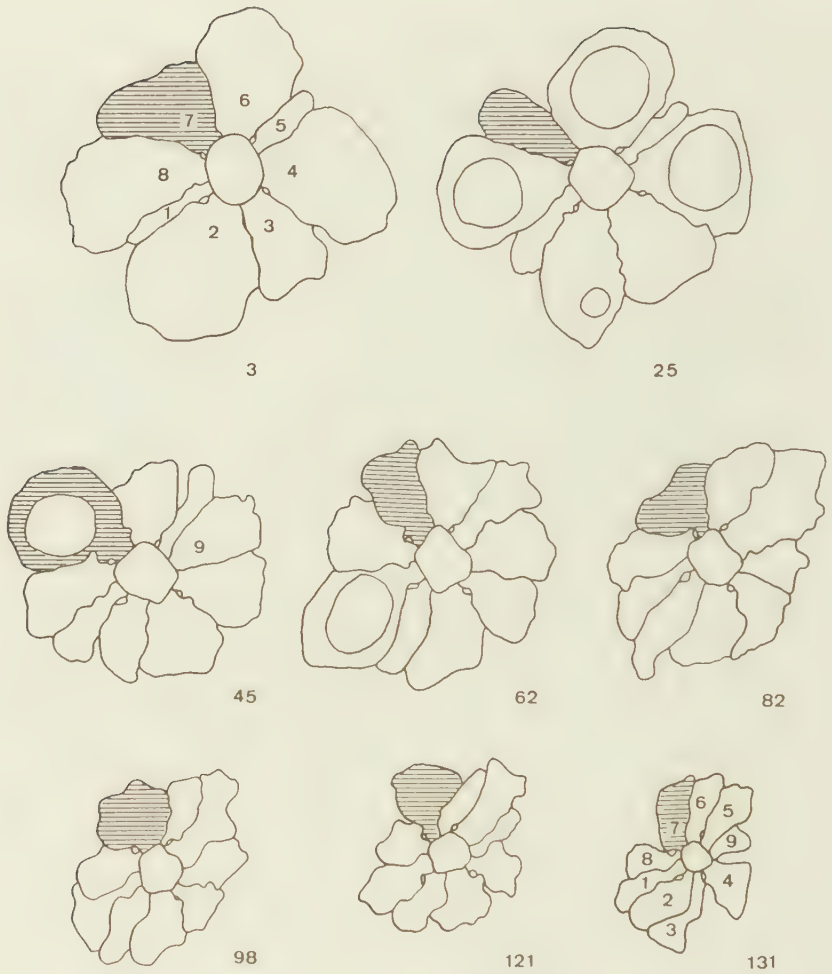


Fig. 21:

Typ II-Retinula von distal nach proximal in acht Ebenen. Die durch Schraffur hervorgehobene 7. Zelle ist silberimprägniert nach der Golgi-Methode. Anhand dieses Markers ist die exakte Ausrichtung des Rhabdomverbandes von distal nach proximal gut erkennbar.

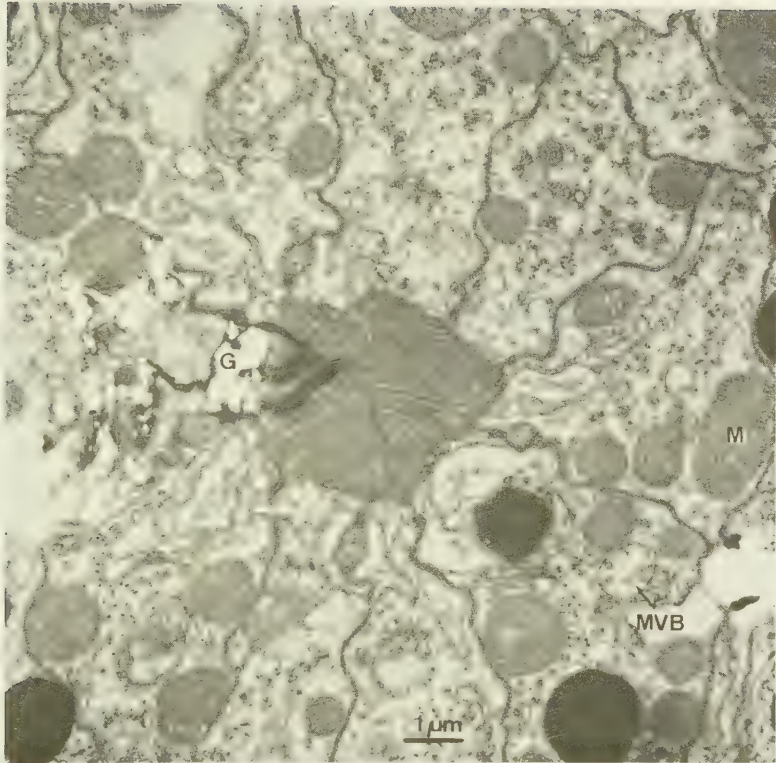


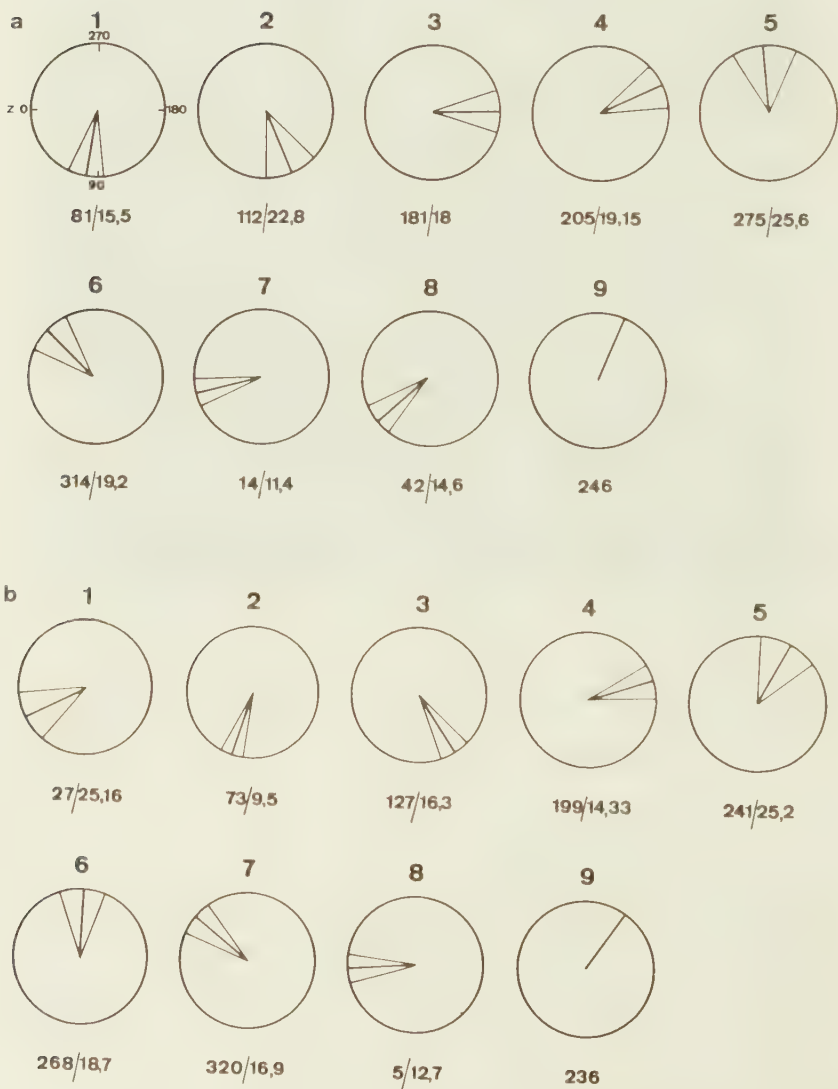
Fig. 22: Querschnitt durch eine Typ II-Retinula auf einer Höhe, auf der alle 9 Sehzellen am Rhabdomverband teilnehmen.

G : silberimprägnierte Zelle

MVB: Multivesicular body

M : Mitochondrium

Fig. 23a, b, c: Mittelwerte und Streuung der Mikrovilliausrich-
tungen der Rhabdomere dreier Typ II-Retinulae. Die
Mittelwerte (ϕ) und Streuung (S°) wurden aus den
Messungen in 10 verschiedenen Tiefen gewonnen. Die
Zahl oberhalb eines Kreises entspricht der Sehzell-
nummer, die Zahlen unterhalb eines Kreises bedeu-
ten den mittleren Winkel ϕ und die Streuung S°
(vgl. Tabelle 5).



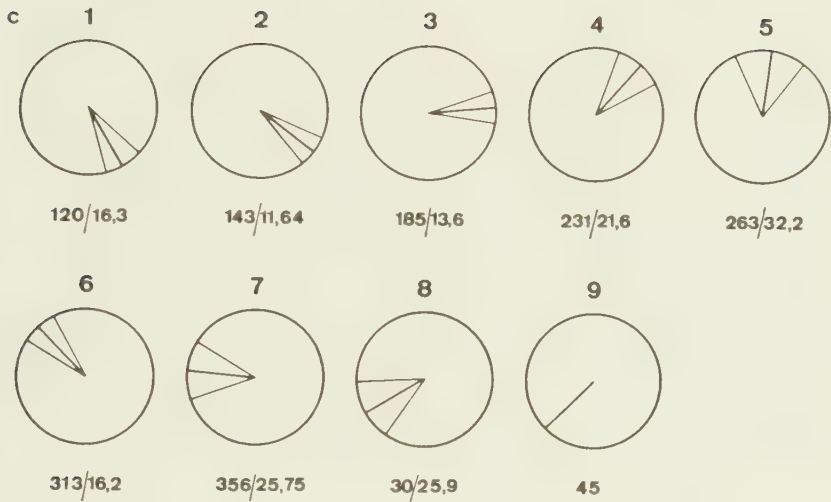
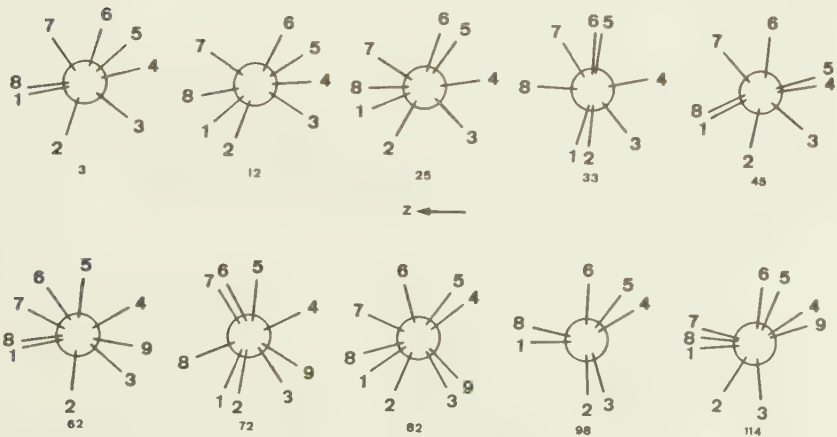


Fig. 24: Die Mikrovilliaausrichtungen einer Typ II-Retinula in zehn verschiedenen Tiefen. Verfolgt man die Richtungen einzelner Rhabdomere, so fallen die grossen Sprünge zwischen den einzelnen Querschnitten auf.



2.6.6. Cytoplasma-, Rhabdomerflächen und Pigmentgehalt

Die hier angegebenen Zahlenwerte stammen aus einem Teil der Typ II-Region, der nahe an der Grenze zur Typ I-Region liegt. Die Cytoplasmafläche der Zellen 2,4,6,8 beträgt im Mittel $18 \mu\text{m}^2$ und ist damit der Cytoplasmafläche der grossen Zellen in den anderen Augenregionen vergleichbar. Die mittleren Zellen 3 und 7 haben eine Cytoplasmafläche von $11 \mu\text{m}^2$ und bei den kleinen Zellen 1 und 5 beträgt sie je $3,6 \mu\text{m}^2$. Diese Zahlen spiegeln ganz das Charakteristikum dieses Retinulatyps wider. Die Unterschiede sind so gross, dass eine Unterscheidung von Typ I gut möglich ist. Die Rhabdomfläche beträgt $5,28 \mu\text{m}^2$. Sie ist leicht grösser als die Rhabdomfläche des Typ I. Für die einzelnen Rhabdome wurden folgende Mittelwerte gemessen: $0,94 \mu\text{m}^2$ (2,4,6,8), $0,6 \mu\text{m}^2$ (3,7), $0,29 \mu\text{m}^2$ (1,5).

Zum Vergleich erfolgten noch einige Messungen in der ganz ventralen Randregion (Fig. 25). Mit $19 \mu\text{m}^2$ Cytoplasmafläche sind in dieser Region die mittleren Zellen 3 und 7 fast so gross wie die vier grossen Zellen, die eine Cytoplasmafläche von rund $21 \mu\text{m}^2$ zeigen. Die Zellen 1 und 5 sind im Mittel $4,7 \mu\text{m}^2$ gross. In dieser Randregion fällt auch auf, dass die Rhabdome viel grösser sind als in der restlichen Typ II-Region. Mit fast $9 \mu\text{m}^2$ weisen sie annähernd gleich grosse Flächen wie die Hantelrhabdome auf. Die Ausmessungen der Schirmpigmentgranula dieser ganz ventralen Region zeigen folgende Werte: In den Zellen 2,4,6 und 8 findet man im Mittel in einer Schnittebene $7,3$ ($1,76 \mu\text{m}^2$) Pigmentgranula, in den Zellen 3 und 7 sind es $7,8$ ($2,54 \mu\text{m}^2$) und in den kleinen Zellen 1 und 5 je $3,7$ ($0,63 \mu\text{m}^2$). Die Zahlen in Klammern entsprechen jeweils der gesamten Granulafläche (Tabelle 3).

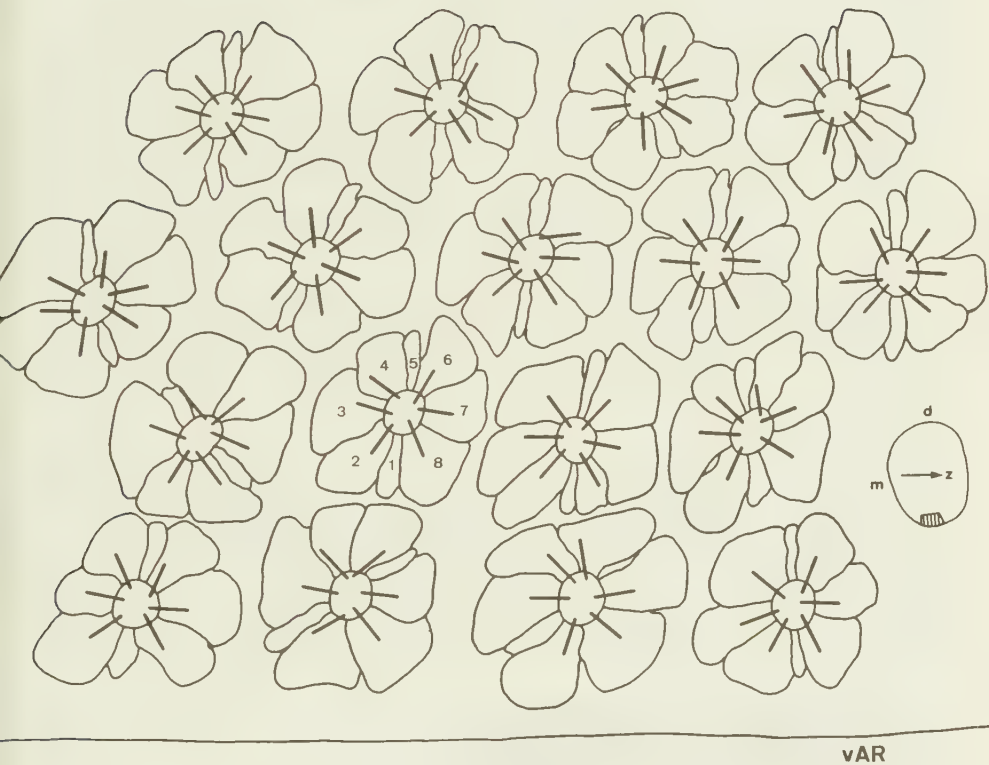


Fig. 25: Skizze eines elektronenmikroskopischen Planausschnittes am ventralen Augenrand. Die Schnittebene liegt 5 - 10 μm unter der Kristallkegelspitze. Im Unterschied zu den Typ II-Retinulae weiter dorsal zeigen diese Retinulae äusserst grosse Zellen 3 und 7.

vAR: ventraler Augenrand

2.7. Typ III-Region bei *Cataglyphis bicolor* ♂

Die Männchen von *C. bicolor* besitzen trotz ihres kleineren Kopfes die grössere Zahl von Facetten in ihren Komplexaugen (Fig. 26). Die Augen sind dadurch stark nach aussen vorgewölbt.

Es wurde nur an einem Auge die dorsale Randzone histologisch untersucht. Durch Kippen war es möglich, an diesem Präparat die ganze Typ III-Region zu erfassen. Bei den 1500 Facetten dieses Auges entsprechen die 130 identifizierten Hantel-Retinulae einem Anteil von 9% (vgl. Tabelle 4).

Die Rhabdomquerachsen bilden auch hier ein fächerartiges Muster, das mit der RQA-Anordnung bei den Arbeiterinnen vergleichbar ist. Die in der Feinstruktur gleich gebauten Hantel-Rhabdome sind bei den Männchen mit $3,03 \mu\text{m}^2$ viel kleiner als diejenigen der Arbeiterinnen (Fig. 37).

Im ventralen Anschluss an diese Region folgen ebenfalls die Typ I-Retinulae. Ihr Rhabdom weist im Mittel eine Fläche von nur noch $1,87 \mu\text{m}^2$ auf. Trotz der viel kleineren Rhabdomquerschnitte sind die Grössenunterschiede zwischen diesen beiden Typen ähnlich wie bei den Arbeiterinnen (Fig. 37).

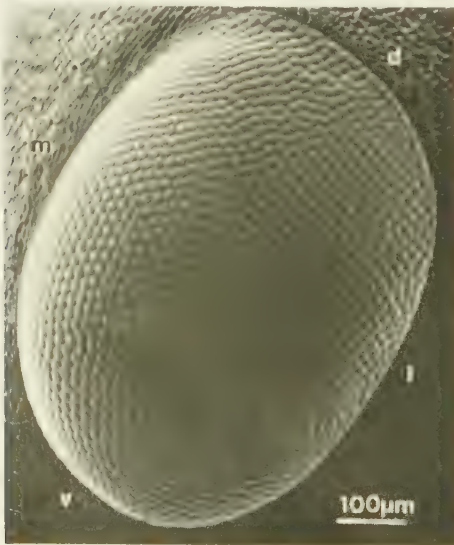


Fig. 26:

Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme eines linken Auges von *C. bicolor* ♂. Im Vergleich zum Auge der ♀ (vgl. Fig. 12) fällt an diesem Auge eine stärkere Wölbung auf.

2.8. Typ III-Region bei Cataglyphis albicans Typ A

C. albicans Typ A ist annähernd gleich gross wie *C. bicolor*. Ein Mass für die Grösse ist die Kopfbreite. Sie liegt bei *C. bicolor* zwischen 1,3 und 3 mm, bei *C. albicans* Typ A zwischen 1,2 und 2,5 (WEHNER, pers. Mitteilung; Messungen Frau BORN). Die Facetenzahl der untersuchten *C. albicans* Typ A Augen liegt zwischen 1100 und 1200 und entspricht derjenigen von *C. bicolor* (Fig. 27).

In der mediodorsalen Randzone findet man ebenfalls eine Typ III-Region. Die RQA dieser Retinulae sind wiederum fächerartig ausgerichtet. Es wurde nicht die ganze Region erfasst, aber anhand des untersuchten Gebietes lässt sich vermuten, dass sich die Typ III-Region von *C. albicans* Typ A nicht wesentlich von der Typ III-Region bei *C. bicolor* unterscheidet.

Die mittlere Rhabdomfläche aus 15 Hantelrhabdomen beträgt rund $5 \mu\text{m}^2$ (Fig. 37 und Tabelle 1). Untersucht man die angrenzende Region, erscheinen hier nicht die Typ I-Retinulae, sondern direkt die Typ II-Retinulae mit vier grossen, zwei mittleren und zwei kleinen Zellen. Ihre Rhabdomfläche ist ebenfalls bedeutend kleiner als diejenige der Hantelrhabdome und beträgt nur $2,46 \mu\text{m}^2$ (Fig. 37, Tabelle 1).

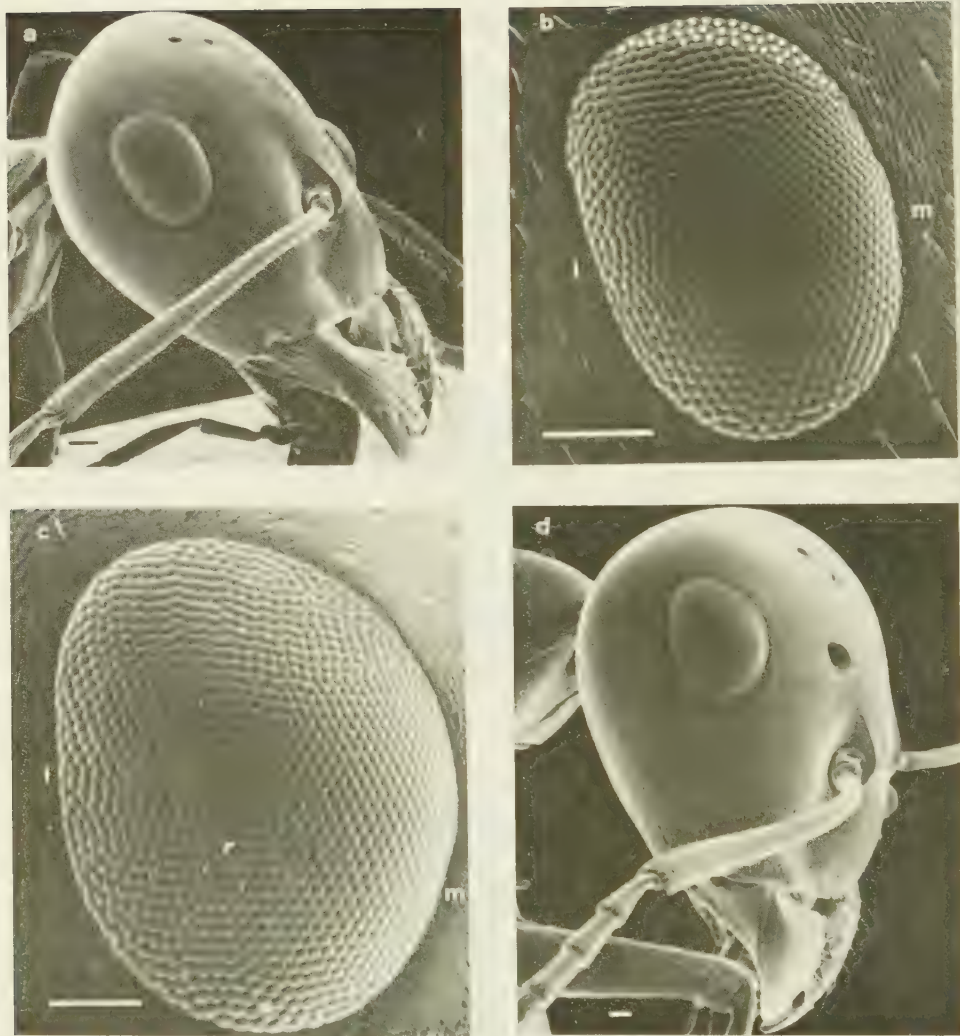


Fig. 27 a: Kopf einer *C. albicans* Typ B.
 b: Rechtes Auge von *C. albicans* Typ B stärker vergrößert.
 Die weissen Punkte markieren die Typ III-Region (vgl. Fig. 28).
 c: Rechtes Auge einer *C. albicans* Typ A.
 d: Kopf einer *C. albicans* Typ A.
 Die Strichmarke entspricht 100 μ m.

2.9. Typ III-Region bei Cataglyphis albicans Typ B

C. albicans Typ B ist wesentlich kleiner als Typ A. Ihre Kopfbreite liegt zwischen 0,9 und 1,6 mm (WEHNER, pers. Mitteilung). Die Ommatidienzahl des untersuchten Auges wurde an Hand eines Lackabzuges bestimmt; sie beträgt 800. Bei dieser Augengrösse ist es möglich, in einer Schnittebene die ganze Typ III-Region zu erfassen. In ihr zählt man 41 Hantel-Ommatidien (Fig. 28). Anhand der Pfeilsymbolik in Figur 28 ist die Fächeranordnung der RQA deutlich zu sehen. Der abrupte Wechsel zwischen dem Typ III und dem angrenzenden Retinula-Typ trifft auch hier zu. Intermediäre Formen werden nie gefunden.

Die Einschaltfigur (Fig. 28) und die rasterelektronenmikroskopische Aufnahme (Fig. 27) zeigen die Lage dieser Typ III-Region. Bezüglich des Augenkoordinatensystems liegt sie gleich wie bei den anderen untersuchten Arten. Nimmt man eine ähnliche natürliche Kopfstellung für *C. albicans* wie für *C. bicolor* an, muss die Region auch bezüglich eines Raumkoordinatensystems in die gleichen Richtungen blicken.

Wie bei *C. albicans* Typ A grenzt auch hier die Typ III-Region an eine Region mit Typ II-Retinulae (Fig. 31, 32). Die distalen Rhabdomquerschnittflächen unterscheiden sich nicht signifikant von denen bei *C. albicans* Typ A. Für die Hantel-Rhabdome beträgt sie rund $5 \mu\text{m}^2$, für die Typ II-Rhabdome $2,5 \mu\text{m}^2$ (Fig. 37, Tabelle 1).

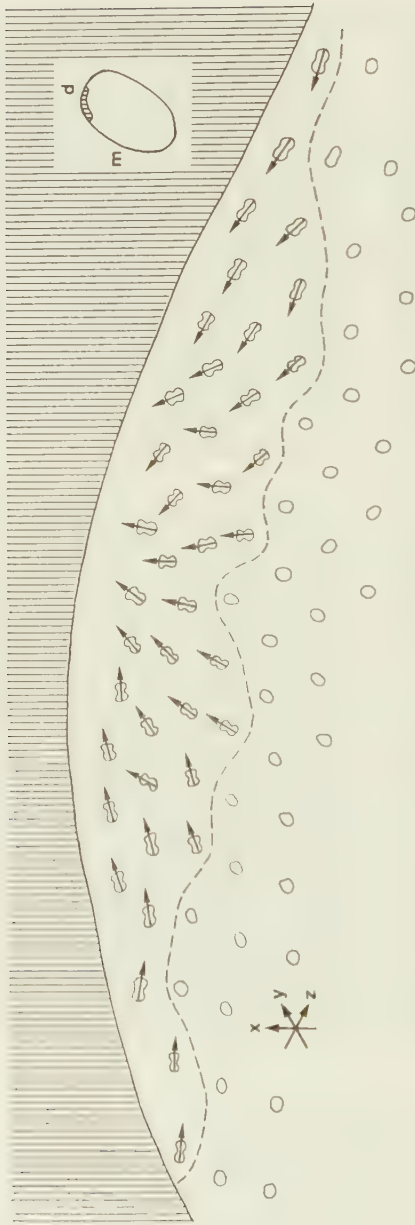


Fig. 28: Skizze der Typ III-Region bei *C. albicans* Typ B nach einem elektronenmikroskopischen Plan. Die Einschaltfigur zeigt die Lage dieses Planes im Auge. Die Pfeile symbolisieren die Rhabdomquerachsen.

- Grenze der Typ III-Region.
- ⬮ Rhabdome der Typ III-Retinulae.
- Rhabdome der angrenzenden Typ II-Retinulae.

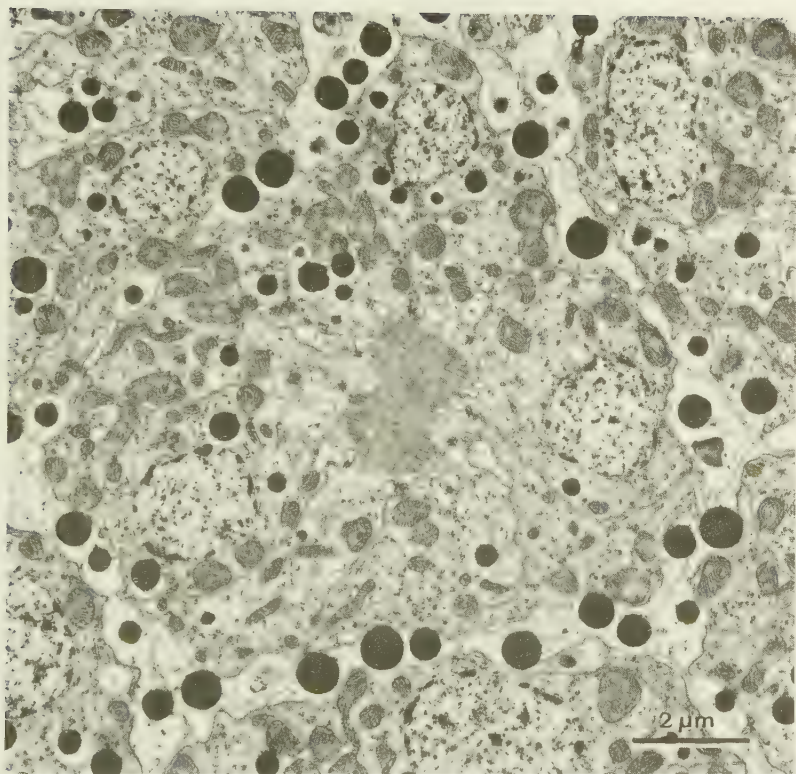


Fig. 29: Querschnitt durch eine Typ III-Retinula von *C. albicans* Typ B auf der Höhe der ersten Kernlage. Das Rhabdom zeigt eine deutlich ausgeprägte Einschnürung und die gleich präzise orthogonale Mikrovilliausrichtung wie die Hantelrhabdome bei *C. bicolor*.

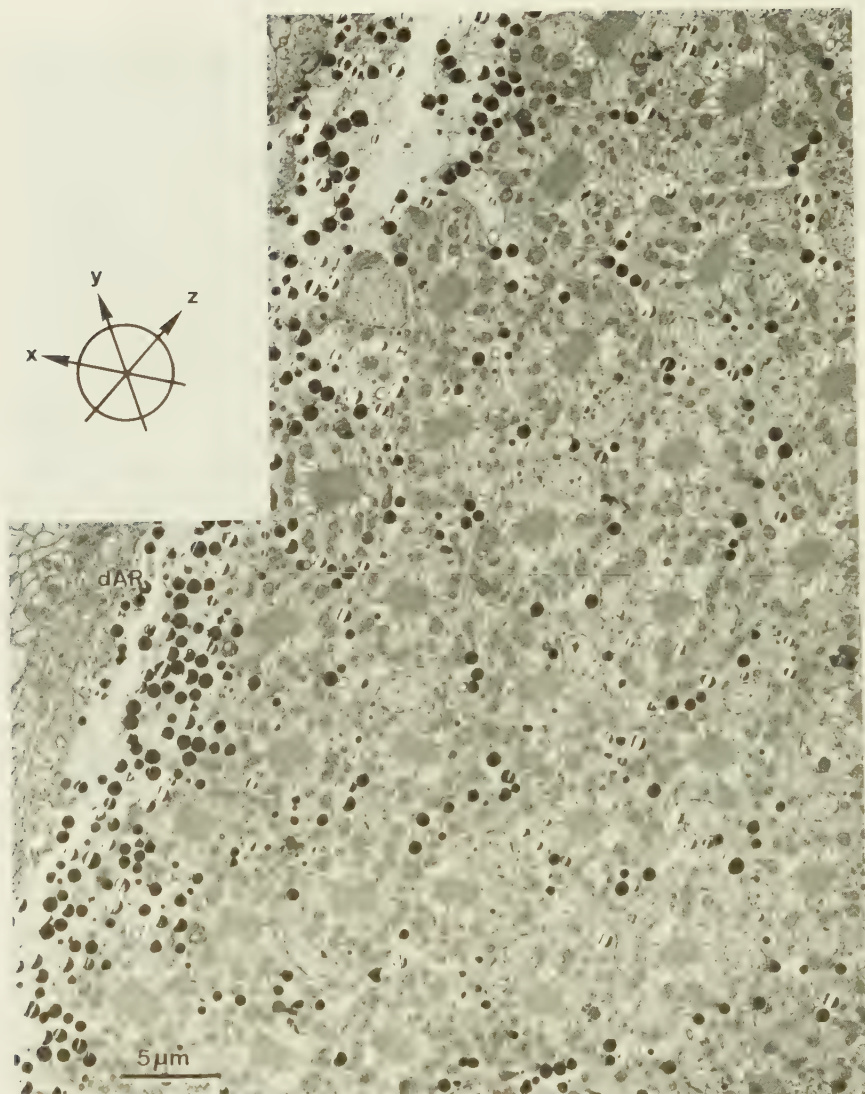


Fig. 30: Distaler Querschnitt durch einen Teil der Typ III-
Region von *C. albicans* Typ B.
dAR: dorsaler Augenrand

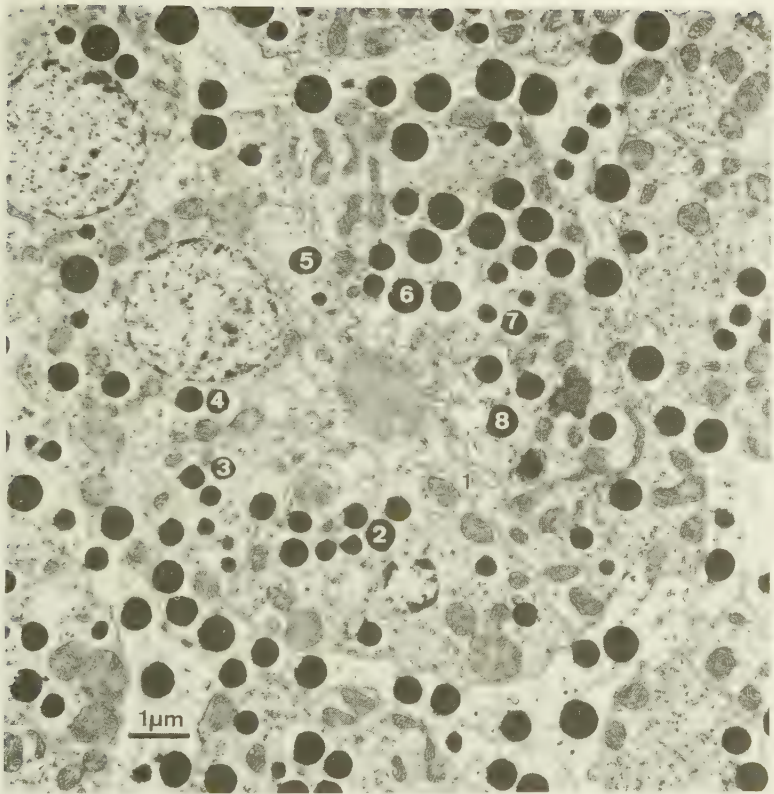


Fig. 31: Querschnitt durch eine Typ II-Retinula von *C. albicans*
Typ B auf der Höhe der ersten Kernlage.

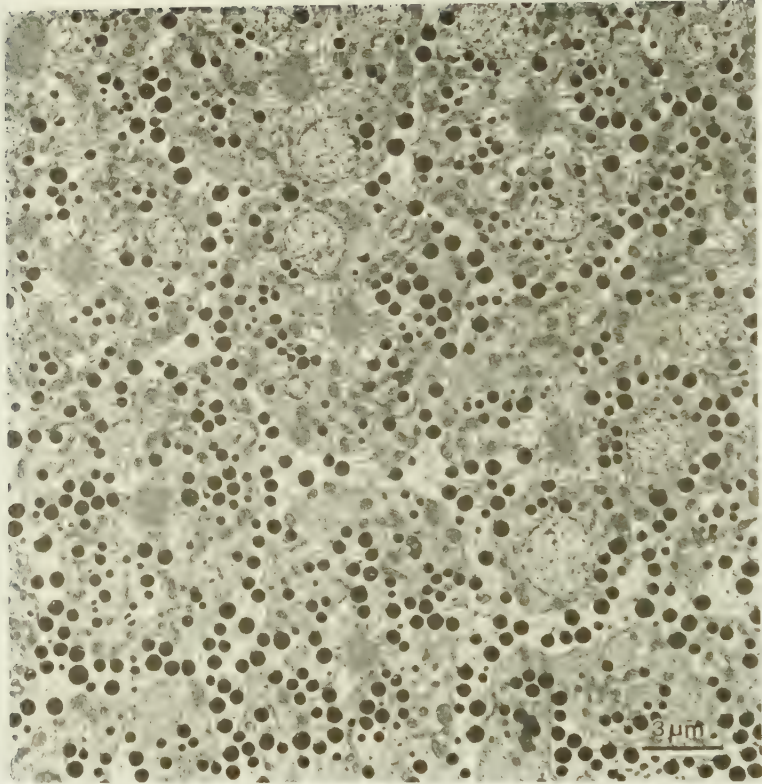


Fig. 32: Ausschnitt aus der Typ II-Region von *C. albicans* Typ B.
4. - 6. z-Reihe vom dorsalen Augenrand.
Die angeschnittenen Kerne gehören alle zu den grossen
Zellen (2,4,6,8).

2.10. Typ III-Region bei *Formica rufa*

Auch im dorsomedianen Augenbereich von *Formica rufa* treten die charakteristischen Typ III-Retinulae auf (Fig. 33). Die Rhabdome sind so gross ($8,78 \mu\text{m}^2$), und die Einschnürung in der Rhabdomlängsachse ist so deutlich, dass man schon an lichtmikroskopischen Präparaten die Region eindeutig abgrenzen kann (Fig. 34). Die typische RQA-Anordnung ist auch hier erstaunlich schön ausgeprägt. Das untersuchte Auge besitzt 687 Ommatidien, von denen 35 den Typ III-Retinulae angehören. Dies entspricht einem Anteil von 5%.

In den angrenzenden Retinulae (Fig. 35) findet man den Typ II. Diesen Typ beschreibt MENZEL (1972) auch für die nahe verwandte Art *Formica polyctena*. Er machte seine Untersuchungen in einer zentralen Augenregion. Es ist anzunehmen, dass der Typ II auch im Auge von *F. rufa* in diesen Regionen zu finden ist, so dass hier keine Typ I-Retinulae vorkommen.

Die mittlere Rhabdomgrösse in dieser Typ II-Region beträgt $5,8 \mu\text{m}^2$ (Fig. 37, Tabelle 1). Nicht nur die Rhabdomform, sondern auch der Grössenunterschied zwischen diesen beiden Retinula-Typen erleichtern im lichtmikroskopischen Präparat die Zuteilung der einzelnen Retinulae zu den beiden Typen.

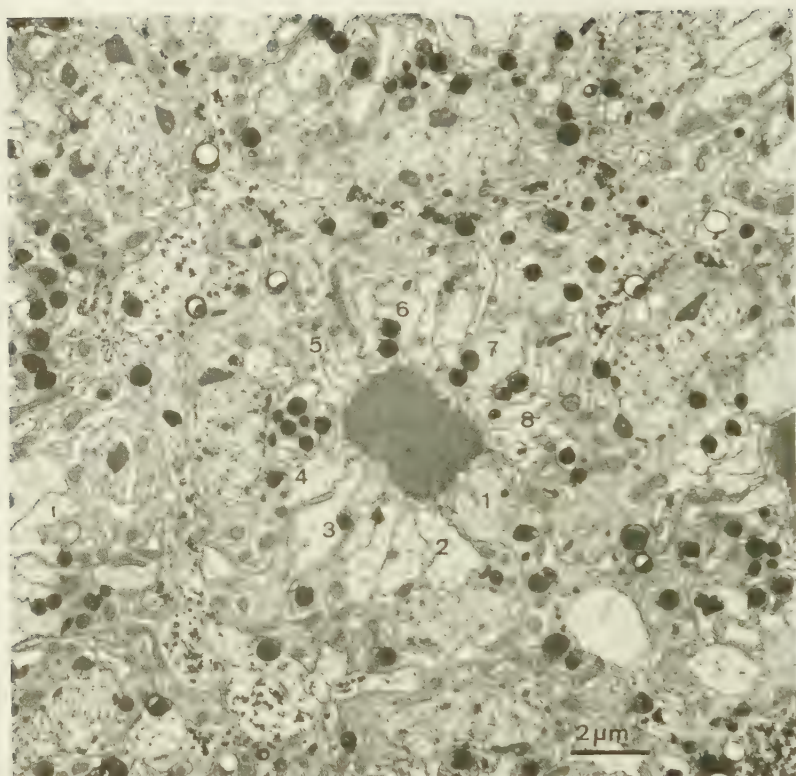


Fig. 33: Typ III-Retinula von *Formica rufa*. Zu beachten sind die dünneren Mikrovilli-Durchmesser der Rhabdomere der kleinen Zellen 1,3,5 und 7.

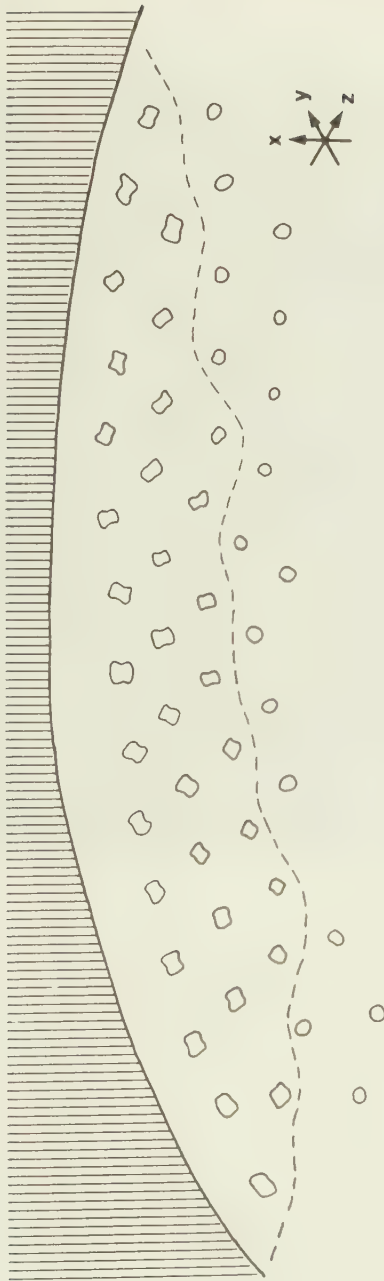


Fig. 34: Gesamte Typ III-Region von *Formica rufa*. Die Zeichnung wurde nach einem lichtmikroskopischen Präparat erstellt.

----- Grenze der Typ III-Region.

⊂ Hantelrhabdom

○ Typ II-Rhabdom.

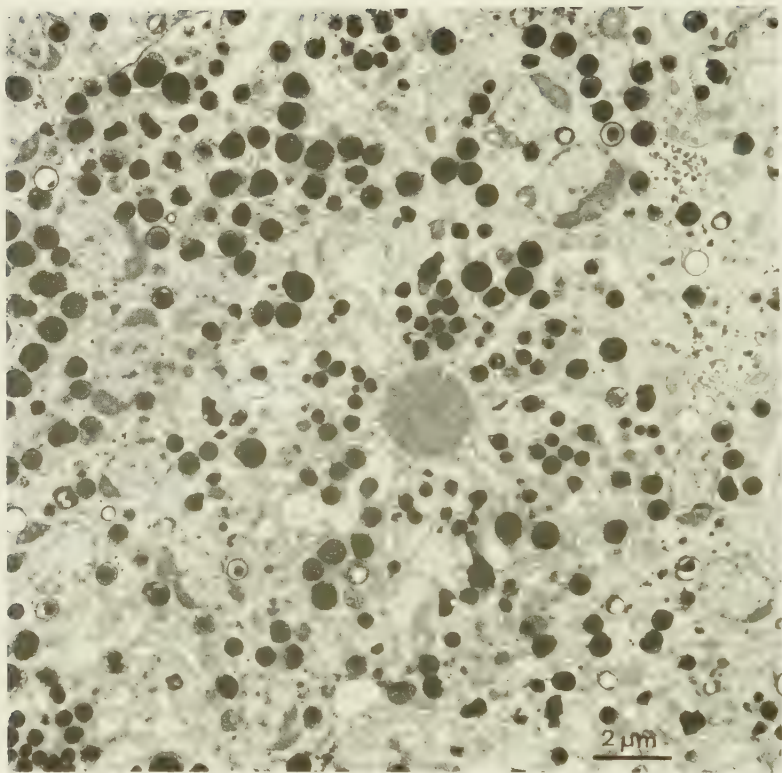


Fig. 35: Distaler Querschnitt einer Retinula von *Formica rufa* im Anschluss an die Typ III-Region. Dieser Retinula-Typ ist vergleichbar mit dem Typ II bei *C. bicolor*.

2.11. Typ III-Region bei *Serviformica fusca*

Bei *Serviformica fusca* wurden in einem Auge mit 700 Facetten 42 Hantel-Ommatidien gefunden, was einem Anteil von 6% entspricht (Fig. 36). Bestimmt man die Lage dieser Typ III-Region anhand des x-, y-, z-Koordinatensystems, erhält man eine analoge Region, wie sie für die Typ III-Regionen bei den anderen untersuchten Arten gilt.

Da diese Art nur lichtmikroskopisch bearbeitet wurde, war es nicht möglich, die an die Typ III-Region grenzenden Retinulae nach ihrem Typ zu identifizieren. Man sieht aber trotzdem, dass die Rhabdomfläche dieser angrenzenden Retinulae nur etwa halb so gross ist wie diejenige der Typ III-Retinulae.

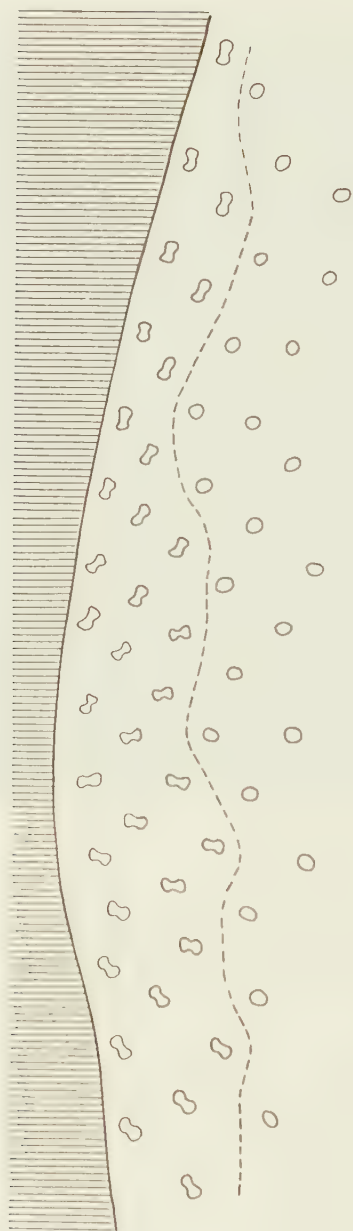


Fig. 36: Skizze des grössten Teiles der Typ III-Region von *Serviformica fusca*, gezeichnet nach einem lichtmikroskopischen Plan.

----- Ventrale Grenze dieser Region.

2.12. Vergleich einiger anatomischer Daten

2.12.1. Rhabdomflächen

Die Messungen der Rhabdomflächen in verschiedenen Regionen und bei verschiedenen Arten wurden alle in derselben Tiefe zwischen 5 und 10 μm unter der Kristallkegelspitze gemacht, so dass sie vergleichbare Werte lieferten.

Figur 37 zeigt eine Zusammenstellung aller ausgemessenen Rhabdome im gleichen Massstab (s. auch Tabelle 1). Als erstes fällt auf, dass die Hantel-Rhabdome bei jeder Art grösser sind als die anderen Rhabdomtypen in einem Auge, dass sie sich also nicht nur in der Form, sondern auch in der Grösse deutlich vom Typ I und II unterscheiden.

Die an die Hantel-Rhabdome anschliessenden Rhabdome sind bei *F. rufa* um einen Drittel, bei den anderen Arten sogar um die Hälfte kleiner als diese.

Die Rhabdomquerschnittsflächen nehmen bei *C. bicolor* φ ausserhalb der Typ III-Region von dorsal nach ventral zu. Der Typ II besitzt signifikant grössere Rhabdomquerschnitte als der Typ I. Die Rhabdome am ventralen Augenpol sind fast gleich gross wie die Hantel-Rhabdome. Durch die Messungen in nur vier verschiedenen Retina-bezirken kann noch nicht entschieden werden, ob diese Grössenzunahme kontinuierlich von dorsal nach ventral vor sich geht oder ob die ventralen Rhabdome sprunghaft von einer bestimmten Grenze an diese enorme Grösse annehmen.

Die Hantel-Rhabdome und die daran angrenzenden Typ I-Rhabdome sind bei den Männchen von *C. bicolor* nur ca. ein Drittel so gross wie diejenigen der Weibchen.

Die Rhabdome der Typ III-Retinulae von *F. rufa* sind etwa 15% kleiner als jene von *C. bicolor*. Die Typ II-Rhabdome in der gleichen Region wie die Typ I-Rhabdome bei *C. bicolor* sind hingegen ca. 18% grösser.

Vergleicht man nun noch die Rhabdomgrößen der beiden albicans-Arten miteinander, so findet man keinen signifikanten Größenunterschied weder zwischen den Typ III- noch zwischen den Typ II-Rhabdomen. Bezüglich der entsprechenden Flächen bei *C. bicolor* sind sie nur halb so gross.

C. bicolor



a



b



c



d

F. rufa



a



b

C. bicolor ♂



a



b

C. albicans Typ A



a



b

C. albicans Typ B



a



b

1 μm

Fig. 37: Zusammenstellung aller elektronenmikroskopisch untersuchten Rhabdome im gleichen Massstab.

- | | | |
|--------------------------|---------------------------------|-----------------------|
| <i>C. bicolor</i> ♀ | a: Typ III | b: Typ I ganz dorsal |
| | c: Typ II, mittlere Augenregion | |
| | d: Typ II ganz ventral | |
| <i>F. rufa</i> | a: Typ III | b: Typ II ganz dorsal |
| <i>C. bicolor</i> ♂ | a: Typ III | b: Typ II ganz dorsal |
| <i>C. albicans</i> Typ A | a: Typ III | b: Typ II ganz dorsal |
| <i>C. albicans</i> Typ B | a: Typ III | b: Typ II ganz dorsal |

2.12.2. Rhabdomer- und Cytoplasmaflächen

Die von HERRLING an *C. bicolor* vermessenen Rhabdomerflächen sind durchwegs viel kleiner und betragen zum Teil nur die Hälfte der hier angegebenen Werte. Eine Ursache für diesen Unterschied könnte die grobe Schätzmethode sein. Eventuell lagen aber auch die Schnittebenen bei HERRLING ein wenig tiefer. Andererseits sind die Grössenverhältnisse ähnlich und können mit den hier angegebenen verglichen werden.

Die Cytoplasmaflächen der grossen Zellen (2,4,6,8) sind in den drei Regionen fast identisch (Fig. 38, Tabelle 2). In der Typ III-Region unterscheiden sich die Flächen der Zellen 3 und 7 nicht sehr stark von denen der Zellen 1 und 5. Beim Typ II hingegen erreichen die Zellen 1 und 5 nur ein Drittel der Zellgrössen 3 und 7. Da sich beim Retinula-Typ I die Zellen 1 und 5 nicht signifikant von den Zellen 3 und 7 unterscheiden, wurden sie in Figur 38 und Tabelle 2 zusammengefasst.

Vergleicht man in Figur 38 die beiden Histogramme miteinander, so erkennt man einen Trend. Je grösser die Cytoplasmafläche, desto grösser ist auch der Rhabdomeranteil der entsprechenden Zelle. Um diesen Trend statistisch zu erfassen, wurde eine Korrelationsgleichung der Form $y = ax + b$ aufgestellt und der Korrelationsfaktor r berechnet. Er beträgt für die Werte, aus denen die Histogramme dargestellt wurden, 0,756. Aus diesem Wert lässt sich ein Testwert bestimmen (Kap. II. 1.4.), der mit einem Tabellenwert t_+ verglichen werden kann. Da für $p < 0,05$ $t > t_+$ (2,833 > 2,447) erfüllt ist, sind die Rhabdomerflächen und die Cytoplasmaflächen miteinander korreliert.

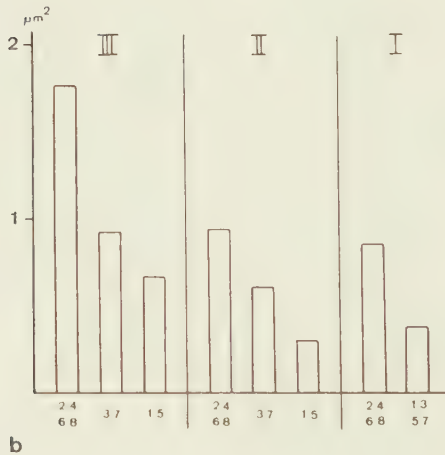
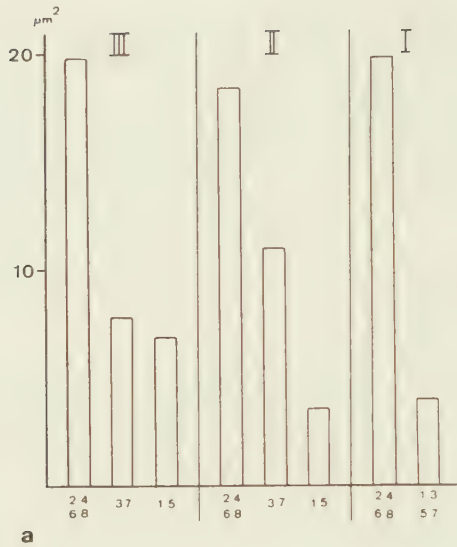


Fig. 38 a: Cytoplasmaquerschnittflächen in den drei Retinulaty-
 typen von *C. bicolor*.
 b: Rhabdomerquerschnittflächen in den drei Retinulaty-
 typen. Gleiche Zelltypen wurden zusammengefasst.
 1 - 8: Sehzellnummern (vgl. Tabelle 2).

2.12.3. Schirmpigmentgehalt dorsal und ventral

Der Schirmpigmentgehalt wurde nur in der dorsalen und ventralen Randregion bestimmt. Zahlenwerte für andere Regionen finden sich bei HERRLING (1975, 1976).

Nach den Tabellen 2 und 3 sind Cytoplasmaflächen und Schirmpigmentgehalt positiv korreliert.

Vergleicht man die beiden untersuchten Regionen miteinander, findet man bei den ventralen Typ II-Retinulae mehr Pigmentgranula als bei den dorsalen Typ III-Retinulae. Dies ist aber nicht auf eine höhere Pigmentdichte zurückzuführen, sondern darauf, dass die Zellen 3 und 7 im Typ II entsprechend grösser sind (Tabelle 2).

Beim Vergleich der totalen Pigmentschnittflächen kommt man auf nahezu identische Werte. Indirekt müsste man aus diesen Zahlen auf grössere Pigmentgranula in der Typ III-Region schliessen. Diese Vermutung könnte aber an einem grösseren Zahlenmaterial und mit genaueren morphometrischen Methoden überprüft werden.

Alle im Kapitel 2.12. gemachten vergleichenden Aussagen beruhen auf den Untersuchungen von einigen wenigen Tieren. Intraspezifische Variationen wurden vernachlässigt. Da aber die einzelnen Messwerte jeweils nur von den grössten Tieren einer Art stammen, liefern sie trotzdem Werte, die einen qualitativen Vergleich zulassen.

III. SEHFELDAUSMESSUNGEN

1. Pseudopupillen

Bei vielen Krebsen und Insekten - besonders schön bei solchen mit hell pigmentierten Augen - fällt bei der Beobachtung ein schwarzer Punkt auf dem Auge auf. Dreht man den Kopf des Tieres, wandert dieser Punkt auf dem Auge. Dieses Phänomen beobachtete und beschrieb als erster der Marquis de SERRES (1826). LEYDIG (1855) gab diesem wandernden schwarzen Punkt den Namen Pseudopupille. In seinem berühmten Buch "Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insecten" widmete EXNER (1891) den verschiedenen Pseudopupillenerscheinungen eine lange Beschreibung und versuchte, dieses optische Phänomen zu erklären. Die Hauptursache der schwarzen Pseudopupille ist die, dass die Lichtstrahlen, die achsenparallel oder wenige Grade abweichend ins Auge treffen, vor allem von den Pigmenten der Zellen, die den Kristallkegel umgeben, absorbiert werden und deshalb in Richtung des Beobachters kein Licht reflektieren.

Wird das Auge nun in der Beobachtungsachse beleuchtet (orthodrom), so kann dank der Reflexion an gewissen Augenstrukturen und Pigmenten die gesamte Pseudopupille oder deren zentraler Teil als heller Punkt gesehen werden. Erste solche Beobachtungen wurden mit HELMHOLTZ-Augenspiegeln gemacht (DEMOLL und SCHEURING, 1912; DEMOLL, 1917). Beobachtet man Augen im umgekehrten Strahlengang (antidrom), indem man das Auge von innen her durch die Kopfkapsel mit einem starken Licht beleuchtet, erkennt man die Pseudopupillen ebenfalls als helle, leuchtende Punkte. Dieser Effekt beruht auf dem Prinzip der Umkehrung des Strahlenganges.

Für das Insekt selber sind die oben erwähnten Pseudopupillenphänomene bedeutungslos, können aber vom Beobachter ausgenutzt werden, um optische Eigenschaften und die inneren Strukturen des Auges am lebenden Tier zu studieren. Vor allem KIRSCHFELD und FRANCESCHINI perfektionierten die "Pseudopupillenmethode" mit neuen technischen und optischen Mitteln, was ihnen ermöglichte, die optischen Eigen-

schaften der Superpositionsaugen verschiedener Fliegen genauer zu analysieren (KIRSCHFELD und FRANCESCHINI, 1969; FRANCESCHINI und KIRSCHFELD, 1971, 1976; FRANCESCHINI, 1972, 1975). Grundlegende Arbeiten bezüglich dieser Methode machte in den letzten Jahren auch STAVENGA an Dipteren, Hymenopteren und Lepidopteren (STAVENGA und KUIPER, 1977; STAVENGA et al., 1977, 1979; STAVENGA, 1979).

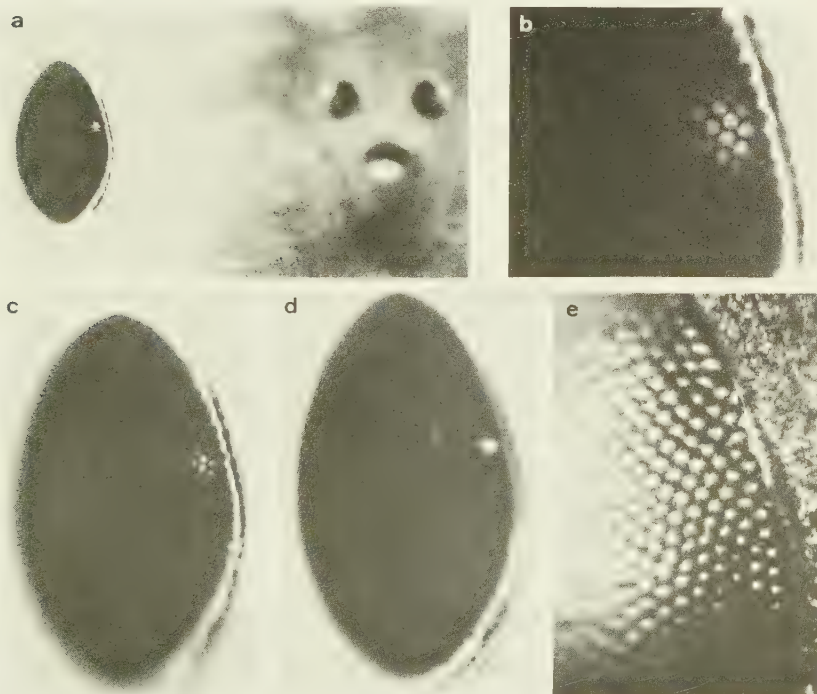


Fig. 39: Pseudopupillen bei *C. bicolor*.

- a-d: antidirome Beleuchtung e: Auflichtbeleuchtung
- a : Uebersichtsaufnahme; Zeniteinstellung; neben dem rechten Komplexauge sind auch die Ocellen sichtbar.
- b : Corneale Pseudopupille stark vergrössert.
- c : Ganzes Auge mit cornealer Pseudopupille.
- d : Gleiche Aufnahmebedingungen wie in c, aber auf die tiefe Pseudopupille fokussiert.
- e : Gleiche Augenstelle bei stärkerer Vergrößerung im Auflicht.

1.1. Klassifizierung der Pseudopupillen

Beobachtet man Pseudopupillen bei antidromer Beleuchtung durch ein Mikroskop mit variabler Apertur (Blende im Objektiv), kann man je nach der Fokussierebene zwei ganz verschiedene Beobachtungen machen (FRANCESCHINI und KIRSCHFELD, 1971).

a) Die corneale Pseudopupille (cPP): Bei grosser numerischer Apertur (ca. 0,15) wird auf die Höhe der Cornea fokussiert. Mehrere hell erleuchtete Facetten können erkannt werden, wobei die Facetten im Zentrum am hellsten erscheinen (Fig. 39b,c). Man kann nun die Aperturblende so weit verkleinern, dass nur noch eine Facette aufleuchtet, nämlich die, deren austretende Lichtstrahlen genau senkrecht zum Mikroskopstrahlengang verlaufen. FRANCESCHINI spricht hier von einer reduzierten cPP. Diese cPP ist so lichtschwach, dass zu lange Belichtungszeiten erforderlich sind, um sie fotografisch zu erfassen.

b) Die tiefe Pseudopupille (tPP): Lässt man die Aperturblende ganz offen und schiebt den Fokus so weit nach unten, bis nur noch ein heller Punkt erkennbar ist, so spricht man von der tPP. Der Fokus ist jetzt identisch mit dem hypothetischen Krümmungsmittelpunkt der entsprechenden Augenregion. Der im Mikroskop sichtbare helle Punkt ist das virtuelle Bild vieler überlagerter distaler Rhabdomerendigungen. Durch diese Ueberlagerung erscheint die tPP viel heller und grösser als die reduzierte cPP (Fig. 39d).

1.2. Pseudopupillen bei *Cataglyphis bicolor*

Das stark pigmentierte Auge von *C. bicolor* lässt die zuerst beschriebene Pseudopupille nicht erkennen. Auch mit orthodromer Beleuchtung gelangen Pseudopupillenbeobachtungen nicht. Erst mit einer Kaltlichtlampe (150 W) und einem daran angeschlossenen Lichtleiter ($\varnothing$ 1 mm) war es möglich, im antidromen Strahlengang die Pseudopupillenphänomene zu sehen. Damit verfügen wir nun auch bei *C. bicolor* über eine Methode, die in Kombination mit einem Goniometer (Fig. 40) das Ausmessen bestimmter Augenregionen bezüglich eines Raumkoordinatensystems erlaubt.

2. Experimentelle Anordnung und Messmethode

Dem unterkühlten Versuchstier wird der Kopf abgetrennt und mit Plastilin auf einem zylinderförmigen Aluminiumhalter befestigt. Durch ein Loch in diesem Zylinder kann der Lichtleiter an die Hinterseite des Kopfes herangeschoben und in dieser Stellung fixiert werden. Die Neigung der Kopflängsachse bezüglich der Auflagefläche wird mit einem Winkelmessokular unter einem Stereomikroskop bestimmt.

Auf dem Kreutztisch eines ZEISS Fotomikroskops Typ II ist ein Goniometer befestigt. Durch Drehen dieses Kreutztisches können die Achsen AB und CD des Goniometers (Fig. 40) bezüglich des Okularfadenkreuzes ausgerichtet werden. Der Aluminiumhalter mit dem präparierten Kopf wird nun in den Goniometer eingesetzt und mit dem Verschiebemechanismus des Kreutztisches in den Mikroskopstrahlengang gebracht.

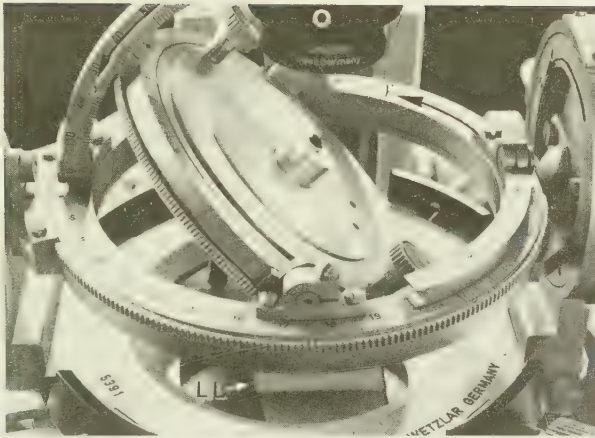
Eine zweite Kaltlichtlampe (150 W) dient als Auflichtbeleuchtung. Der Ameisenkopf kann damit so ausgerichtet werden, dass seine Mediosagittallinie parallel zur Achse CD (Fig. 40) zu liegen kommt. Dies entspricht einem Winkel γ von 0° (Fig. 41). Die Mediosagittallinie wird durch den mittleren Ocellus und die Coronalnaht bestimmt. Dass der Kopf in der Frontalebene nicht seitlich geneigt ist, kann bei antidromer Beleuchtung durch die symmetrische Lage der Pseudopupillen in den beiden Augen erkannt werden.

Vor einer Messerie wird an jedem Präparat die Facette bestimmt, die bei natürlicher Kopfstellung (Fig. 42) auf den Zenit (Z), respektive nach frontal (F) schaut. Durch Drehen um die Achse AB kann der Winkel $\alpha=90^\circ$ (Z) eingestellt werden. Anschliessend wird bei stärkerer Vergrösserung auf die Ebene der tiefen Pseudopupille fokussiert und diese durch den Kreutztischverschiebemechanismus ins Fadenkreuz des Okulars gebracht. Bei Auflichtbeleuchtung kann die Facette, die unter dem Fadenkreuz liegt, durch Zählen der x-, y- und z-Reihen genau lokalisiert werden. Mit

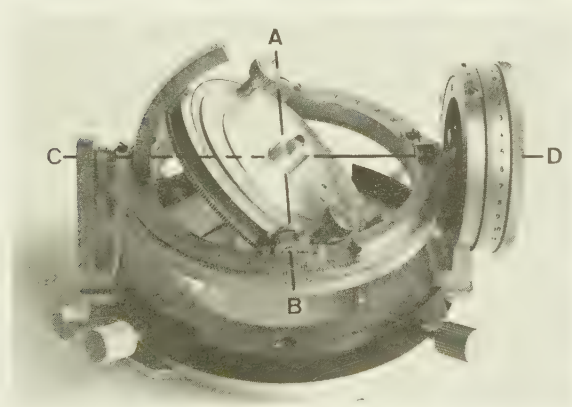
diesen Koordinatenwerten ist es möglich, diese Facette auf einem rasterelektronenmikroskopischen Bild einzutragen. Zur Bestimmung des Punktes F verändert man den Winkel α um 90° , was einem Winkel α von 0° entspricht (Fig. 41). Da alle ausgemessenen Augen die gleiche Anzahl z-Reihen (± 1) aufwiesen, war die Uebereinstimmung dieser beiden Punkte in den verschiedenen Augen äusserst genau.

2.1. Definition des Raumkoordinatensystems

Zur Darstellung der Resultate der Sehfeldausmessungen kann man sich den Sehraum als Kugel vorstellen. Sitzt die Ameise im Zentrum dieser Kugel, können sämtliche Sehfelder und Raumpunkte auf die Kugeloberfläche projiziert werden. Zur Definition eines Koordinatensystems auf dieser Kugel benötigt man eine Ebene als Grundebene und in dem Grosskreis, den diese an der Sphäre anschneidet, einen geeigneten Punkt als Anfangspunkt der Zählung. Als Ebene eignet sich die Horizontalebene, deren Grosskreis der Horizontkreis oder die Horizontlinie ist. Denkt man sich den Mediosagittalschnitt des Ameisenkopfes über den Kopf hinaus vergrössert, so wird er zur Medianebene und trennt den Sehraum in zwei symmetrische Hälften. Den Vertikalkreis, der durch diese Ebene auf der Kugeloberfläche entsteht, nenne ich Mediankreis. Der vordere Schnittpunkt dieses Kreises mit dem Horizontkreis ist der Ausgangspunkt der Zählung (0°). Er heisst Frontalpunkt F. Der Bogenabstand auf dem Horizontkreis wird nach links und rechts in Grade eingeteilt. Nach 90° erscheinen in beiden Richtungen die Lateralpunkte L. Denkt man sich ein Lot durch das Zentrum, so schneidet dieses die Kugeloberfläche im Zenit Z. Von F aus zählt man auf dem Mediankreis nach oben mit positiven Werten und erhält dabei für den Zenit den Wert 90° . Schreitet man auf dem Mediankreis über den Zenit hinaus weiter, erhält der hintere Schnittpunkt des Mediankreises mit dem Horizontkreis den Wert 180° . Von F aus in ventraler Richtung werden die Winkelwerte mit



a



b

Fig. 40a: Goniometer auf Mikroskopkreuztisch. Im Zentrum des Goniometers ist der mit Plastilin auf dem Aluminiumzylinder fixierte Ameisenkopf erkennbar.

α, β, γ : Sphärische Koordinatenwinkel

LL : Lichtleiter für die antidrome Beleuchtung

O : Objektiv mit verstellbarer Blende

b: Goniometer mit eingezeichneten Drehachsen.

AB : Durch Drehen um diese Achse wird der Winkel α eingestellt.

CD : Durch Drehen um diese Achse wird der Winkel β eingestellt.

Fig. 41: Sphärisches Koordinatensystem zur Bestimmung der Sehachsen. Im Zentrum der Kugel liegt der hypothetische Schnittpunkt der Ommatidien-Sehachsen. Die vertikale Ebene durch F und Z ($\gamma=0^\circ$) teilt den Sehraum in zwei symmetrische Hälften und wird Medianebene genannt.

F : Frontalpunkt

L : Lateralpunkt

Z : Zenit

α : Winkel in der Medianebene

β : Winkel zwischen der Ommatidiensehachse und der Medianebene

γ : Winkel in der Horizontalebene

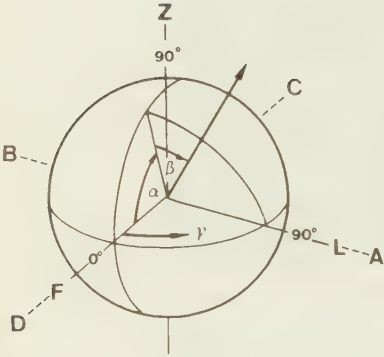
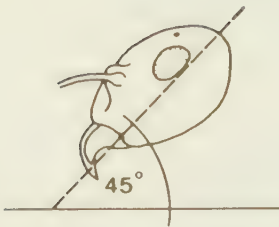


Fig. 42: Kopfhaltung einer *C. bicolor*, wie sie durch Filmaufnahmen bestimmt wurde (WEILER, 1972; DUELLI, 1975). Der Winkel 45° entspricht dem Einschusswinkel der Verbindungsgeraden Vertex-Mandibelbasis mit der Horizontalen.



negativem Vorzeichen angegeben. In der räumlichen Darstellung der Figur 41 bedeuten α -Werte Winkel in der Medianebene und γ -Werte Winkel in der Horizontalebene. Neigungswinkel β liegen in Ebenen, deren Kugelschnitte Grosskreise bilden, die alle durch die Lateralpunkte L gehen.

Die am Goniometer bestimmten Winkelwerte können nach den Regeln der darstellenden Geometrie auf eine Rissdarstellung übertragen werden (Fig. 44). Anhand dieser Darstellung kann man sich gut ein räumliches Bild der entsprechenden Sehfelder machen. Durch die genaue geometrische Konstruktion in den drei Kugelprojektionsebenen ist es auch möglich, sämtliche Punkte bezüglich anderer Ebenen und Richtungen umzurechnen, um sie mit Daten anderer Arbeiten zu vergleichen.

Betrachtet man die Sehraumkugel als Himmelskugel, also als unendlich gross, kann man sich den Ameisenkopf als einen Punkt genau im Zentrum der Kugel vorstellen und seine Ausdehnung vernachlässigen. Projiziert man nun umgekehrt die Kreise und Linien der Sehraumkugel auf das Ameisenauge, erhält man dort ebenfalls eine Horizontlinie, eine Medianlinie usw.

3. Resultate

3.1. Die Horizontlinie

Der Ameisenkopf wird mit dem Goniometer in die Positionen $\alpha=0^\circ$ und $\beta=0^\circ$ gebracht. Die in dieser Stellung beobachtbare Pseudopupille wird durch Ommatidien gebildet, deren optische Achsen auf den Frontalpunkt der Sehraumkugel gerichtet sind. Dieser Punkt wird auf dem Auge ebenfalls mit F bezeichnet. Dreht man von dieser Goniometerstellung die Medianebene um die Achse CD, so liegen alle PP, die beobachtet werden können, auf der Horizontlinie. Nach der oben beschriebenen Methode werden diese Punkte mittels des x-, y-, z-Systems auf ein Einheitsauge übertragen (Fig. 43). Die durch diese Punkte festgelegte Linie ist der Augenhorizont. Er erstreckt sich vom medianen Augenrand (auf der Höhe der 30.-32. z-Reihe)

in einem Bogen bis zur dorsolateralen Augenrandregion. Die optischen Achsen der Retinulae unter dieser Linie bilden eine radiär-strahlige Figur in der Horizontebene.

3.2. Die Medianlinie

Beginnt man die Messungen in der gleichen Ausgangsposition F ($\alpha=0^\circ$, $\beta=0^\circ$), beobachtet aber die Pseudopupillen, die aufleuchten, wenn man schrittweise den Winkel α verändert, so liegen die optischen Achsen dieser Retinulae alle in der Medianebene. Die PP, die bei $\alpha=90^\circ$ aufleuchtet, weist genau auf den Zenit (Fig. 39). Die auf diese Art erhaltene Augenmedianlinie ist in Figur 43 eingezeichnet. Ihr Verlauf ist annähernd parallel zum medianen und dorsalen Augenrand. Den grössten Abstand vom Augenrand hat sie zwischen 80° und 100° , also in der Zenitregion. Das ventrale Ende der Medianlinie liegt bei ca. $\alpha=-35^\circ$, das dorsale bei ca. $\alpha=145^\circ$. An diesen beiden Stellen schneidet sie den Augenrand. In diesen beiden randnahen Grenzregionen konnte die Medianlinie nicht mehr auf dem Einheitsauge eingetragen werden, denn die Pseudopupillen konnten hier nicht mehr genau lokalisiert werden.

3.3. Die Grenzlinie des binokularen Sehfeldes

Die Sehfeldbegrenzung eines Auges wird durch die optischen Achsen der randständigen Ommatidien festgelegt. Bestimmt man nun mit dem Goniometer diese Sehachsen für die Randommatidien zwischen den Schnittpunkten der Medianlinie und dem Augenrand, legt man zugleich die Grenze des binokularen Sehfeldes fest. Bei diesen Messungen wird folgendermassen vorgegangen: Begonnen wird wieder beim Ausgangspunkt F. Man dreht nun solange um die Achse CD in Richtung zum medianen Augenrand, bis die randständige tPP aufleuchtet. Der zugehörige Neigungswinkel β kann am Goniometer abgelesen werden. Mit dem Kreuztischverschiebemechanismus wird anschliessend das kontralaterale Auge in den Mikroskopstrahlengang

gebracht und auf die korrespondierende tPP fokussiert. Das Zentrum dieser tPP kann dann, wie oben beschrieben, auf das Einheitsauge übertragen werden (Fig. 43). Dies wurde für mehrere α -Werte in verschiedenen Augen gemacht (* in Fig. 43). Tabelle 6 zeigt α -, β -Wertepaare, die entstanden, wenn man jeweils den Winkel α in 5°-Schritten änderte. Diese Tabellenwerte sind die Grundlage für die Rissdarstellungen (Fig. 44, 49).

Die binokulare Grenzlinie verläuft auf dem Auge über einen grösseren Bereich ziemlich parallel zur Medianlinie. Gegen das dorsale und ventrale Ende nähert sie sich dieser und endet schliesslich dort, wo die Medianlinie den Augenrand schneidet. Aus den oben erwähnten Gründen konnte auch diese Linie nicht bis zum Rand auf dem Einheitsauge angegeben werden, obwohl Messwerte bis zum Verschwinden der PP am Rande vorhanden sind. Führt man gedanklich diese binokulare Sehfeldgrenzlinie bis zum Rande und zählt die Facetten, die sich in diesem binokularen Gebiete befinden, so erhält man 264. Dies entspricht einem prozentualen Anteil aller Facetten von ca. 22-23%.

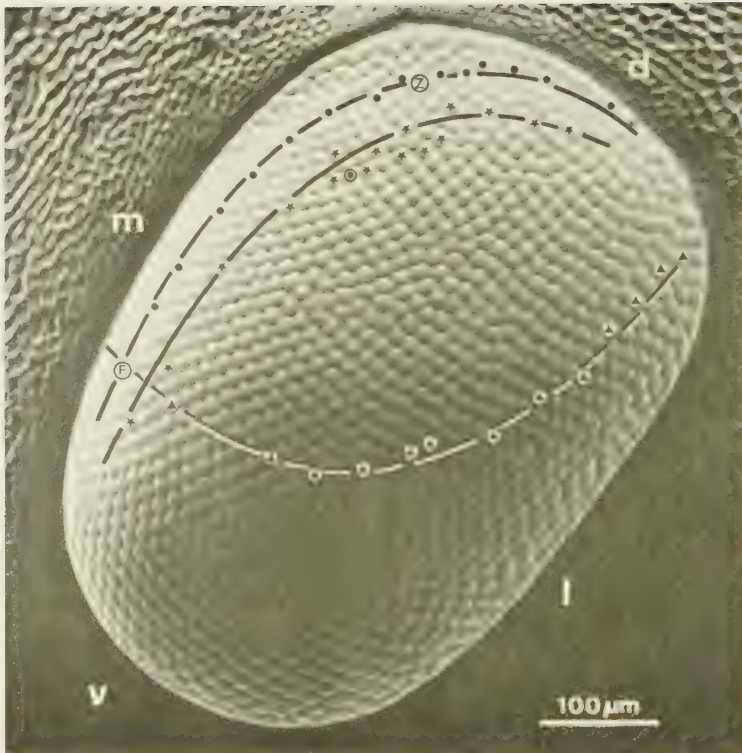


Fig. 43: Rasterelektronenmikroskopische Aufnahme eines linken Auges von *C. bicolor* mit eingezeichneten Daten der Sehfeldausmessungen.

- F : Frontalpunkt
 - Z : Zenit
 - *—* : Binokulare Grenzlinie auf dem Auge
 - ▲—▲ : Horizontlinie
 - : Medianlinie
 - ⊙ : Zentrum der Fovea für die E-Vektororientierung
- Restliche Symbole wie in Figur 2.
Die hier dargestellten Werte stammen aus Messungen, die an 16 verschiedenen Augen gemacht wurden.

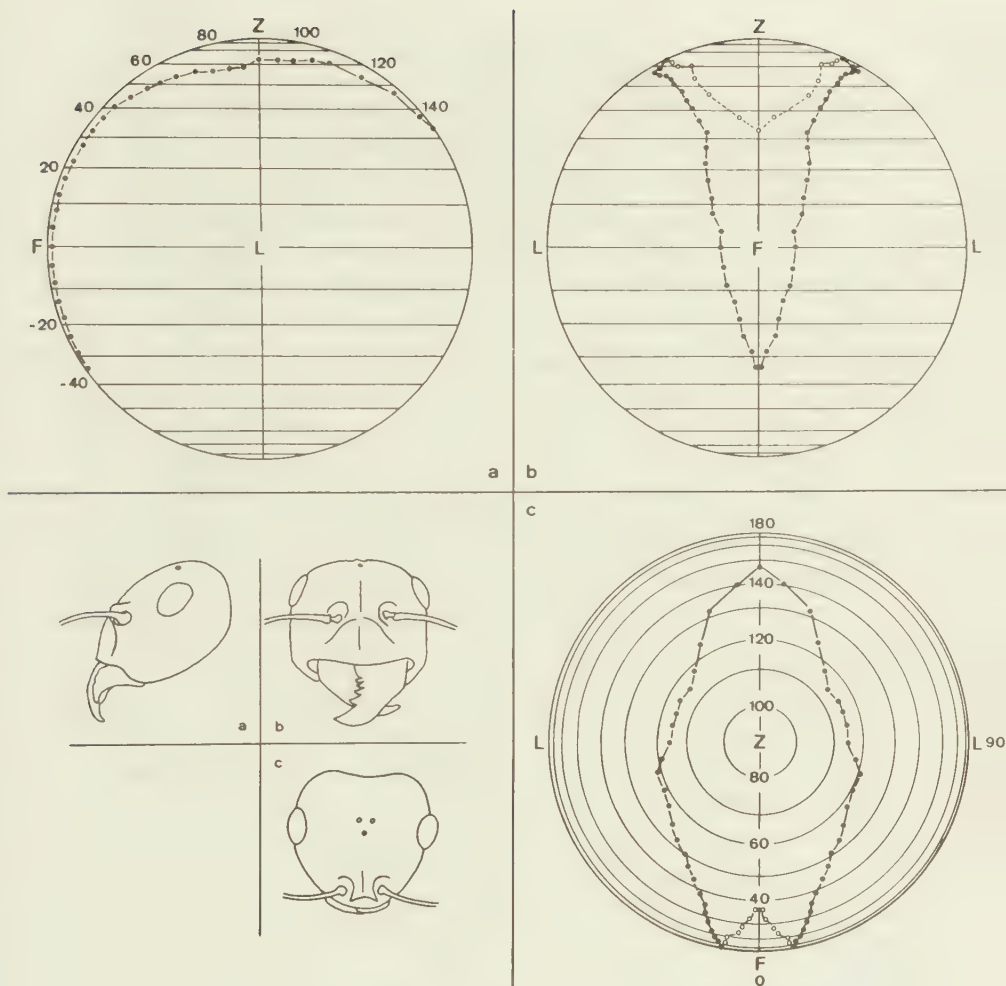


Fig. 44: Kugelprojektionsdarstellung der Sehraumkugel mit eingezeichnete binokularer Sehfeldbegrenzung.

- a : laterale Ansicht
b : frontale Ansicht
c : dorsale Ansicht
F : Frontalpunkt
L : Lateralpunkt
Z : Zenit

Das binokulare Sehfeld beginnt in frontaler Richtung auf einer Höhe von ca. -35° (α). Auf einer Höhe von 75° - 80° (α) hat es seine grösste laterale Ausdehnung ($\beta 29^{\circ}$), verjüngt sich von da an wieder und endet auf einer Höhe von ca. 145° (α) (vgl. Tabelle 6).

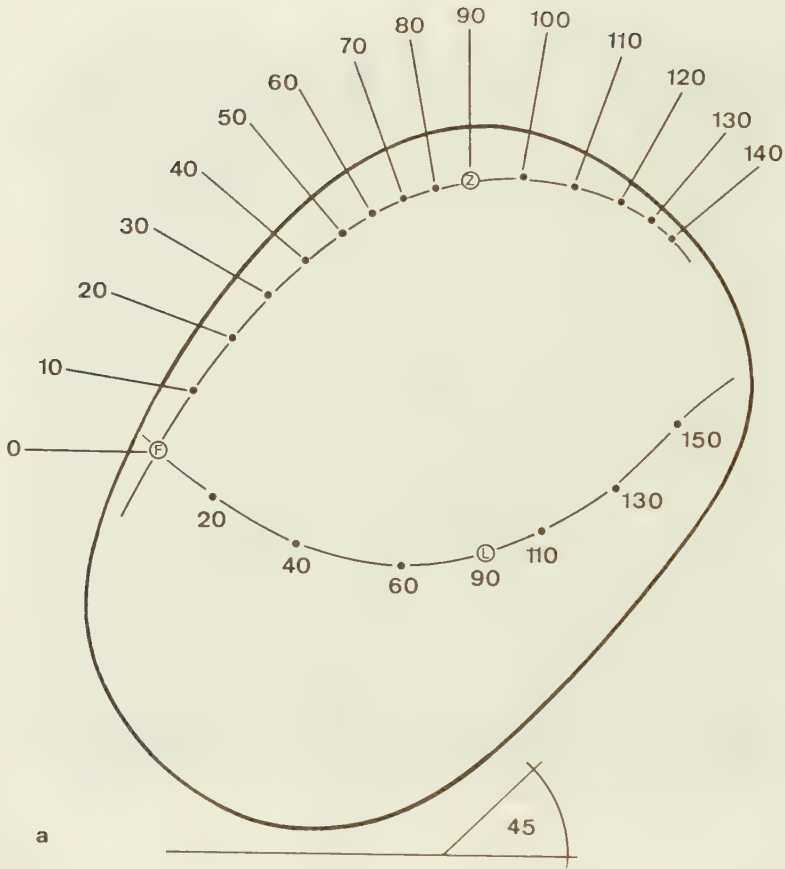
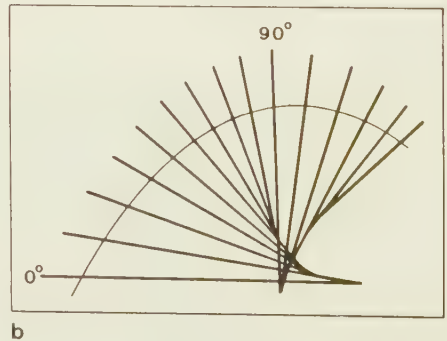


Fig. 45: Medianlinie und
Horizontlinie im
Auge von *C. bicolor*.
In der Mediane Ebene sind die
10°-Sehachsen angegeben.
Die Winkel auf der Horizont-
linie entsprechen γ -Werten.
F, L, Z: vgl. Figur 44.
In der Einschaltfigur 45b
sind die Sehachsen in der
Mediane Ebene verlängert dar-
gestellt.



3.4. Die Sehachsen in der Medianebene

In $\beta=0^\circ$ - und $\gamma=0^\circ$ -Stellung wurden die Winkel α schrittweise verändert. Die Pseudopupillen, die alle 10° beobachtet werden konnten, wurden anhand der x-, y-, z-Achsen lokalisiert und auf einem rasterelektronenmikroskopisch fotografierten Auge eingezeichnet. Die Sehachsen, die man auf diese Weise ausmisst, liegen alle in der Medianebene. Betrachtet man die Figur 45, so fällt auf, dass die Abstände zwischen den Durchstosspunkten benachbarter Achsen von D nach Z immer kleiner werden. Nach dem Zenit sind sie wieder grösser und werden gegen lateral erneut kleiner. In der Einschaltfigur 45b sind die 10° -Achsen verlängert dargestellt. Definiert man die Länge zwischen dem Schnittpunkt zweier benachbarter Achsen und der Medianlinie als optischen Radius, so ist dieser in frontaler Richtung am längsten und wird gegen den Zenit kleiner. Gerade nach dem Zenit sind die optischen Radien wieder ein wenig länger.

Die Rastereigenschaft eines Komplexauges hängt vor allem vom Winkel ab, den benachbarte Ommatidienachsen einschliessen (Divergenzwinkel ϕ). Da die Medianlinie mit keiner der Augenkoordinatenachsen übereinstimmt, ist es nicht möglich, mit der Kenntnis der 10° -Sehachsen die Divergenzwinkel zu berechnen. Trotzdem sind qualitative Aussagen über ϕ möglich. Je grösser der Abstand zweier Durchstosspunkte auf der Medianlinie ist, desto kleiner sind die dazwischenliegenden Divergenzwinkel. Das heisst also, dass ϕ in frontaler Richtung am kleinsten ist und gegen den Zenit hin immer grösser wird. Nach dem Zenitpunkt ist der Divergenzwinkel wieder kleiner, wird aber gegen die dorso-laterale Augenkrümmung wieder grösser.

3.5. Lage der "Fovea" für eine E-Vektororientierung

Für die E-Vektororientierung verwendet *C. bicolor* einen eng und relativ scharf begrenzten Bereich im Auge. Die optische Achse des Zentrums dieser Region zeigt 51° (45° - 60°) über den Horizont und weist eine seitliche Abweichung von der Medianebene (Sagittalebene) von ca. 45° auf. Diese Fovea für die E-Vektororientierung bestimmte DUELLI (1974, 1975) in Freilandverhaltensstudien, die er in Tunesien durchführte. Die Bestimmung optischer Achsen mittels antidromer Beleuchtung kam bei *C. bicolor* damals noch nicht zur Anwendung. DUELLI lokalisierte die Region mit einer anatomischen Methode (1974 Fig. 32, 1975 Fig. 8). Hier wurde die Region mit der Pseudopupillenmethode nochmals genauer bestimmt. Stellt man am Goniometer den Winkel $\gamma=45^\circ$ ein und in der Vertikalebene durch 45° den Höhenwinkel 51° , so gibt die aufleuchtende Pseudopupille das Zentrum dieser Fovea an (Fig. 43 und 48).

IV. VERGLEICH DER ANATOMISCHEN UND OPTISCHEN BEFUNDE

Im Kapitel II. wurden die retinatopographischen Resultate beschrieben (vgl. Fig. 12). Die verschiedenen Retinulatypen konnten genau abgegrenzten Regionen zugeschrieben werden. Elektronenmikroskopische Auswertungen gaben auch Auskunft über die grossräumige Verteilung der Mikrovilliausrichtungen.

Im Kapitel III wurden sehfeldtopographische Resultate beschrieben und einerseits auf das Auge übertragen (Fig. 43, 45), anderseits in einem Raumkoordinatensystem (Fig. 44) festgehalten.

Die Verbindung der Resultate aus den beiden Kapiteln erlaubt nun, Aussagen über die Sehfelder der einzelnen Regionen und die räumliche Ausrichtung von Mikrovillirichtungen zu machen.

1. Das Sehfeld der Typ III-Region

In Figur 46 ist neben der Horizont- und der Medianlinie die Grenze zwischen der Typ III-Region und der Typ I-Region angegeben (vgl. Fig. 48). Diese Grenzlinie beginnt am medianen Augenrand auf einer Höhe von 30° - 40° . Auf der Höhe von 60° schneidet sie die Medianlinie zum erstenmal. Sie zieht dann ventral vom Zenit durch und schneidet die Medianlinie bei ca. 140° zum zweitenmal. Kurz danach erreicht sie den dorsalen Augenrand. Aus Figur 48 geht hervor, dass die ganze Hantelregion im binokularen Bereich liegt. In Figur 49 kommt auch deutlich zum Ausdruck, dass der grösste Teil dieser Region in den kontralateralen Sehraum schaut. Der Zenit liegt innerhalb der Region, nahe der Grenzlinie zum Typ I. In der Längsausdehnung umfasst die Hantelregion ein Sehfeld von ca. 100° .

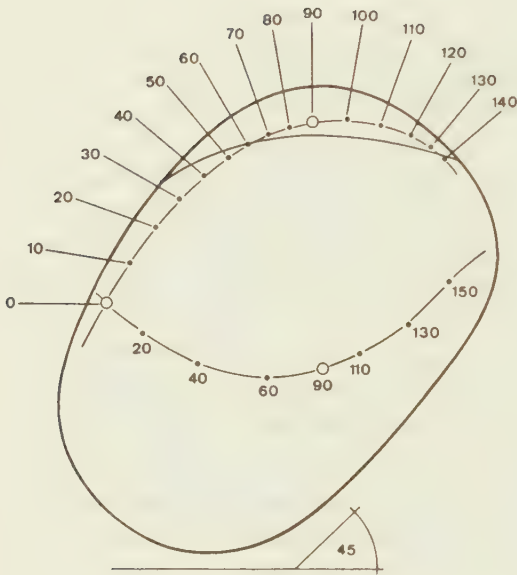


Fig. 46:

Darstellung der Grenzlinie der Typ III-Region zusammen mit den Sehachsen in der Medianebene (vgl. dazu Fig. 45).

2. Die räumliche Ausrichtung der Typ III-Rhabdomquerachsen

Verhaltensphysiologische Versuche (WEILER und HUBER, 1972; DUELLI, 1974, 1975) zeigten, dass vor allem die dorsale Augenregion bei *C. bicolor* für die Orientierung nach dem Himmelsmuster verantwortlich ist. Wie wird aber das E-Vektormuster von dieser Augenregion perzipiert? Weiss man, wie sich die RQA auf der Himmelskugel abbilden, und denkt man sich diesem Muster das E-Vektormuster des Himmels überlagert, so lässt sich daraus ableiten, wie bestimmte Sehzellen in gewissen Regionen aufgrund ihrer Polarisationsempfindlichkeit erregt werden müssen.

Eine konstruktive oder nach sphärischer Trigonometrie berechnete Übertragung des zweidimensionalen RQA-Musters (Fig. 5) auf die Kugeloberfläche wird hier nicht versucht. Es gibt aber Anhaltspunkte, die erlauben, dieses Problem qualitativ zu lösen. Figur 47 zeigt, wie das Fächermuster in der Kugelprojektionsebene aussehen könnte. Die Projektionen der Querachsen im zentralen Bereich der Typ III-Region können auf die Kugelprojektionsfläche übertragen werden,

da hierbei nur geringfügige Abweichungen auftreten. Querachsen, die in der Richtung vom Zenit nach dem Lateralpunkt liegen, zeigen in der Projektion überhaupt keine Abweichung. Die Querachsen an der lateralen und medianen Peripherie können wegen der Krümmung nicht mehr ohne weiteres übertragen werden. Betrachtet man aber die dorsale Sehfeldbegrenzung als nahezu identisch mit dem anatomischen Augenrand, können die Rhabdomquerachsen bezüglich dieser Linie ausgerichtet werden.

Das so entstandene Muster der Rhabdomquerachsen auf der Sehfeldkugel kann trotz eventueller Ungenauigkeiten als Grundlage für eine Modellvorstellung der E-Vektororientierung dienen (vgl. Diskussion).

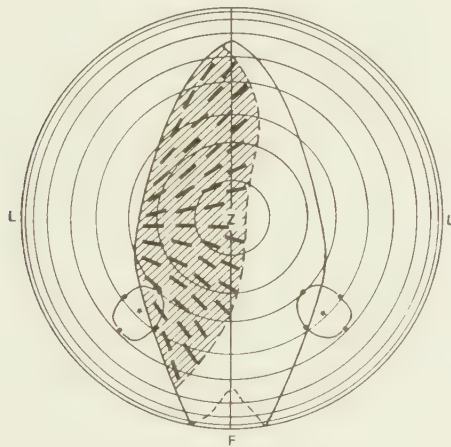


Fig. 47: Die Rhabdomquerachsen der Typ III-Retinalae des linken Auges, dargestellt in der Projektionsebene der Sehraumkugel (dorsale Ansicht; vgl. Fig. 44 und 49).

3. Der räumliche Verlauf der Typ I-/ Typ II-Grenzlinie

Vergleicht man die Grenzlinie zwischen der Typ I- und der Typ II-Region in Figur 12 mit der Horizontlinie der Figur 43, ergeben sich fast identische Linien. Figur 48 bestätigt diese Aussage. Hier sind die beiden Linien übereinander projiziert dargestellt. Die anatomische Grenzlinie zwischen zwei Regionen mit unterschiedlichen Retinula-Typen blickt genau auf den Horizont. Eine nennenswerte Abweichung tritt nur in der latero-dorsalen Augenregion auf. Dies bedeutet, dass bei natürlicher Kopfhaltung die Typ I-Retinulae über den Horizont schauen, während die Typ II-Retinulae mit ihren Sehfeldern unter den Horizont gerichtet sind.

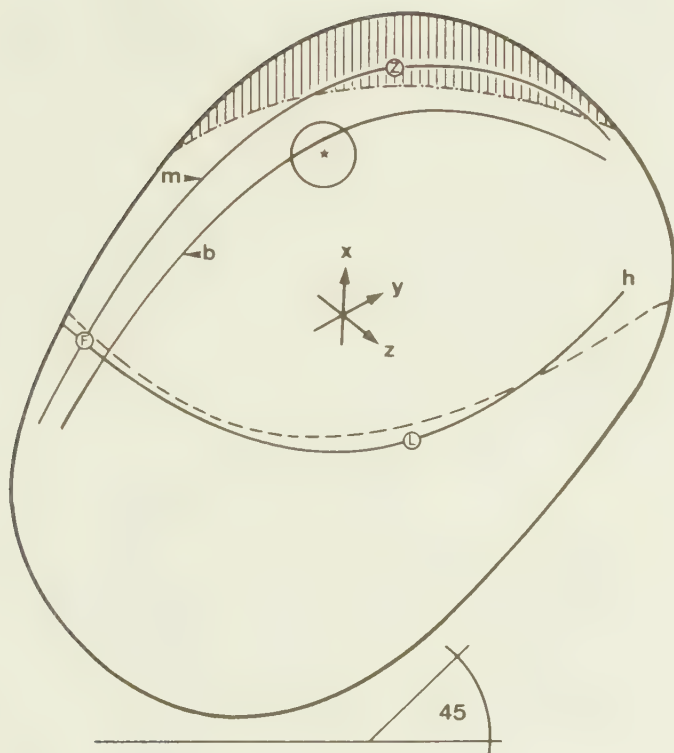


Fig. 48: Uebersichtsdarstellung der Ergebnisse der anatomischen Untersuchungen und der Sehfeldaussmessungen.

b : binokuläre Grenzlinie F : Frontalpunkt

m : Medianlinie L : Lateralpunkt

h : Horizontlinie Z : Zenit

--- : Grenzlinie zwischen der Typ III-Region und der Typ I-Region

--- : Grenzlinie zwischen der Typ I-Region und der Typ II-Region

(*) : Fovea für die E-Vektororientierung

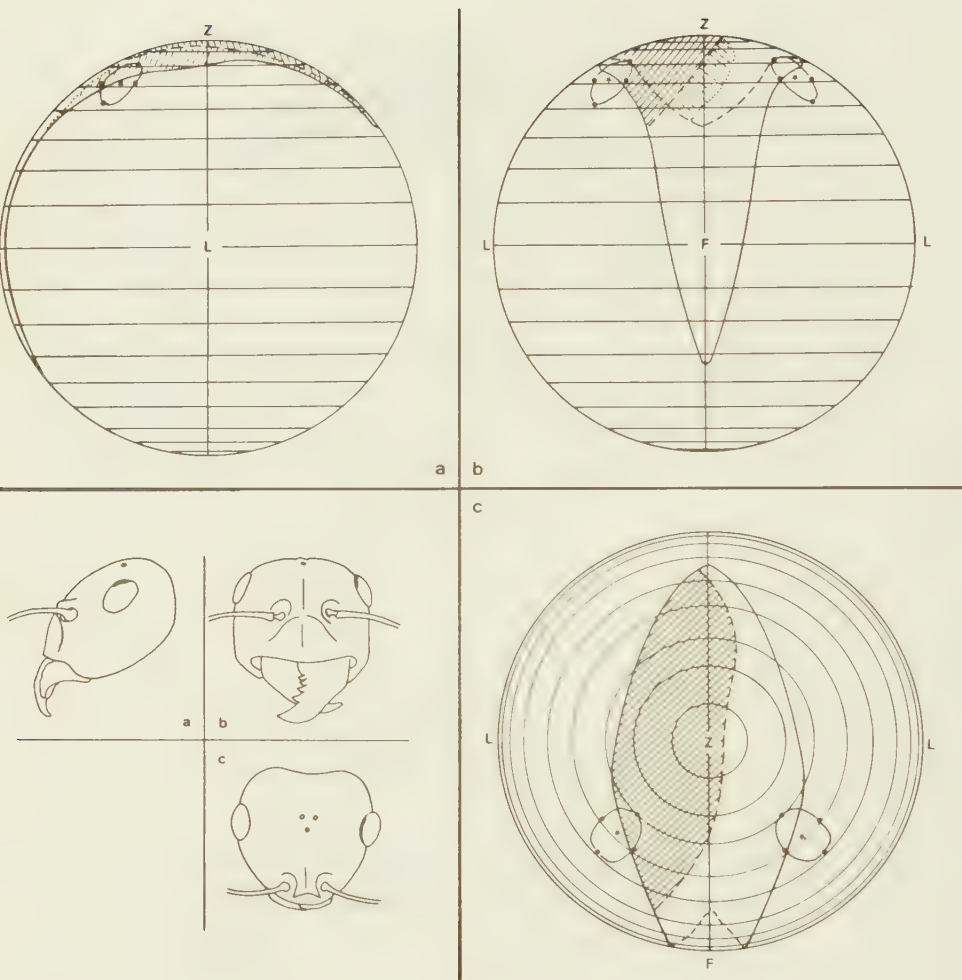


Fig. 49: Die Typ III-Region in den drei Sehraumkugelprojektions-
ebenen (vgl. Fig. 44). Die Typ III-Region ist durch
Schraffur hervorgehoben. Die unterbrochene Schraffur
stellt den Teil der Region dar, der hinter der Abbil-
dungsebene liegt.

- * : Zentrum der Fovea für die E-Vektororientierung
- : Begrenzung dieser Fovea nach Verhaltensversuchen

V. DISKUSSION

1. Die Regionalisierung der Retina von *Cataglyphis bicolor*

Die anatomischen Untersuchungen haben gezeigt, dass bei *C. bicolor* neben den drei von HERRLING (1975, 1976) beschriebenen Retinula-Typen keine weiteren existieren. Bezüglich der anatomischen Merkmale muss man hier also von einem "dreigeteilten" Auge sprechen. Wie weit sich diese Unterteilung funktionell auswirkt, wird in den folgenden Kapiteln besprochen. Die Verteilung der drei Typen über die gesamte Retina ist in der Figur 12 dargestellt. Etwa 48% aller Retinulae gehören dem Typ I an, ungefähr 44% dem Typ II, und auf den Retinula-Typ III entfallen noch ca. 8%.

Feinstrukturell unterscheidbare Regionen findet man auch in der Retina von *Apis mellifera*. SCHINZ (1975) beschreibt eine dorsale Randregion, vergleichbar mit der Typ III-Region bei *C. bicolor*. Neben dieser Randregion treten auch anatomische Unterschiede zwischen der dorsalen und ventralen Augenhälfte auf. In der dorsalen Augenregion sind die distalen Rhabdomquerachsen von dorsal nach ventral ausgerichtet, in der ventralen Augenregion existiert eine RQA kaum. Auch die Rhabdomquerschnittsformen sind in den beiden Augenhälften unterschiedlich. Im dorsalen Augenbezirk findet man eher rechteckige Rhabdome, im ventralen Augenbezirk eher runde (GRUNDLER, 1974). In der Arbeit von SOMMER (1979) wird eine detaillierte Beschreibung dieser Regionen gegeben.

Auch in der Ordnung der Dipteren findet man Beispiele für unterteilte Retinae. Schon nach DIETRICH (1909) ist die relative Lage der Rhabdomere in den Retinulae im dorsalen und ventralen Augenbereich verschieden: die Rhabdomeranordnung verhält sich spiegelsymmetrisch relativ zu einem "Augenäquator". Durch Pseudopupillen-Beobachtungen konnte diese spiegelsymmetrische Rhabdomeranordnung ebenfalls bestätigt werden (KIRSCHFELD und FRANCESCHINI, 1971). Eine dorsale randzonale Augenregion bei verschiedenen Dipteren wird in mehreren Arbeiten von WADA (1974a, 1974b, 1975) beschrieben.

Im Beispiel von *Calliphora erythrocephala* konnten sowohl ein Aequator wie auch eine dorsale Region gefunden werden. Sicher trifft diese retinale Dreiteilung auch für die Augen anderer Dipteren-Arten zu.

Viel häufiger als anatomisch dreigeteilte Augen findet man zweigeteilte Augen. Diese sind oft vollständig getrennt, so dass man von Doppelaugen spricht. Eine ausführliche Beschreibung und Zusammenstellung von Doppelaugen liefert die Arbeit von BURGHause (1978).

2. Die Klassifizierung der Sehzellen

2.1. Klassifizierung nach der Kernlage

Eine Klassifizierung der Sehzellen im Bienenauge wurde von GRIBAKIN (1967, 1975) vorgenommen. Anhand der Kernlagen ist es möglich, die einzelnen Sehzellen den vier von GRIBAKIN vorgeschlagenen Klassen I-IV zuzuordnen.

Lassen sich diese vier Rezeptorklassen auch bei *C. bicolor* finden? In allen drei Retinula-Typen von *C. bicolor* treten die Kerne der vier grossen Zellen 2,4,6,8 am distalsten auf. Eine ähnliche Situation fand MENZEL (1972) bei *Formica polyctena*. In den Typen I und III bei *C. bicolor* folgen die Kerne der vier kleinen Zellen 1,3,5,7 in einer zweiten Kernlage. Im Typ III kann aber häufig eine Unterteilung dieser zweiten Kernlage gefunden werden, d.h. die Kerne der Zellen 1 und 5 liegen distaler als die Kerne der Zellen 3 und 7. Beim Retinula-Typ II hingegen treten fast immer die Kerne der Zellen 3 und 7 zuerst, d.h. weiter distal auf; erst dann folgen die Kerne der beiden schmalsten Zellen. Man muss sich fragen, ob die willkürliche Numerierung der Sehzellen, wie sie HERRLING vornahm, für die Typ III-Retinulae so abgeändert werden müsste, dass die Zellen 1/5 und 3/7 ihre Benennung tauschen. Diese Umnummerierung hätte auch zur Folge, dass in allen drei Retinual-Typen die 9. Sehzelle bezüglich des Zell-

verbandes in analoger Stellung eintritt. Dies würde andererseits aber heissen, dass die Typ III-Retinulae bezüglich des Augenkoordinatensystems 90° gedreht zu den anderen beiden Typen stehen. Eine analoge Situation kommt auch bei der Biene vor. Die 9. Zelle kommt dort parallel zur Zelle 1 oder 5 in den Rhabdomverband hinzu, ausser in der dorsalen Neuner-Region, wo sie orthogonal zu den Zellen 1 und 5 eintritt (GEIGER, 1976; RAEBER, 1975; SOMMER, 1979).

Der Retinula-Typ, der bei *Myrmecia gulosa* gefunden wurde (MENZEL, 1975), entspricht mit seinen beiden kleinen Zellen dem Typ II von *C. bicolor*. Betrachtet man die Kernlagen der beiden kleinen Zellen 1 und 5, so findet man zwischen diesen zwei Arten umgekehrte Verhältnisse. Bei *Myrmecia gulosa* sind die Kerne der Zellen 1 und 5 am distalsten anzutreffen, bei *C. bicolor* treten sie hingegen am proximalsten auf.

Zusammenfassend kann man sagen, dass bezüglich der Kernlagen *C. bicolor* am ehesten mit der nah verwandten Art *Formica polyctena* verglichen werden kann, während die Verhältnisse bei *Apis mellifera* mit denen von *Myrmecia gulosa* identisch sind.

2.2. Klassifizierung nach der spektralen Empfindlichkeit

Durch Bestrahlung des Auges von *C. bicolor* mit monochromatischen Lichtern und anschliessender Beurteilung des Adaptationszustandes an histologischen Präparaten, versuchte HERRLING (1975), Aufschluss über die spektrale Empfindlichkeit der einzelnen Sehzellen zu erhalten. Aus diesen Untersuchungen ergaben sich folgende Hinweise: In den Typ III-Retinulae reagieren die vier grossen Zellen 2,4,6,8 auf langwelliges Licht (574 nm), die vier kleinen Zellen 1,3,5,7 auf kurzwelliges Licht (341 nm). Im Typ II konnte HERRLING nur zwei UV-empfindliche Zellen finden (1 und 5), die restlichen sechs Zellen reagieren auf langwelliges Licht (506 nm).

Mikrovillidurchmesser von UV-Rezeptoren sind oft kleiner als diejenigen von Blau- und Grünrezeptoren (GRIBAKIN, 1967; MENZEL, 1975; LAUGHLIN et al., 1975). Figur 3 zeigt, dass diese Beobachtung auch für *C. bicolor* zutrifft. Da bei den Typ I-Retinulae die Mikrovillidurchmesser der Rhabdomere der vier schmalen Zellen 1,3,5 und 7 kleiner sind als die Mikrovillidurchmesser bei den vier grossen Zellen, kann man vermuten, dass auch hier die gleichen spektralen Verhältnisse wie bei den Typ III-Retinulae vorliegen. Diese Vermutung wird durch die ersten intracellulären Ableitungen, die an *C. bicolor* gemacht wurden, unterstützt. MOTE konnte in der Typ II-Region drei Klassen von spektralen Empfindlichkeitsfunktionen finden. Eine erste Klasse wies ein Empfindlichkeitsmaximum bei 510 nm auf, eine zweite Klasse ein Maximum im UV-Bereich bei ca. 350 nm. Die dritte Klasse zeigte eine Empfindlichkeitskurve mit zwei Maxima, das eine bei 510 nm, das zweite im UV-Bereich. Für die Entstehung der dritten Klasse werden elektrische Kopplungsphänomene diskutiert (MOTE und WEHNER in prep.).

Eigene Versuche, histochemisch spektrale Empfindlichkeiten einzelner Sehzellen bei *C. bicolor* nachzuweisen, führten bis jetzt noch nicht zum Erfolg. Für diese Versuche kam eine Methode zur Anwendung, wie sie bei Fischen zur Identifizierung von Farbrezeptoren erfolgreich angewendet wurde (ENOCH, 1963; MARC und SPERLING, 1976a, 1976b).

Nach den anatomischen (Adaptationsversuche) und elektrophysiologischen Befunden sowie den histologischen Hinweisen dieser Arbeit kann man folgenden vorläufigen Schluss ziehen: In allen drei Retinula-Typen handelt es sich bei den vier grossen Zellen um Grünrezeptoren. Sie sind den Zellen der Klasse I in der Bienenretina (MENZEL und BLAKERS, 1976) vergleichbar. In den Retinula-Typen I und III kann man annehmen, dass die vier schmalen Zellen 1,3,5 und 7 UV-Rezeptoren sind. Im Typ II handelt

es sich bei den beiden mittleren Zellen 3 und 7 nach HERRLINS's Vermutung um Grünrezeptoren. Bezüglich der spektralen Empfindlichkeit sind die Typ II-Retinulae mit den Retinulae von *Myrmecia gulosa* (MENZEL, 1976) vergleichbar.

3. Korrelation zwischen der Cytoplasmafläche und der Rhabdomergrösse

Für die statistisch gesicherte Korrelation zwischen der Cytoplasmagrösse und der Rhabdomergrösse einer Zelle muss es sicher eine funktionelle Erklärung geben (vgl. Kapitel 2.12.2. Fig. 38). Setzt man ungefähr gleiche Absorptionskoeffizienten und gleiche Konzentration der Sehpigmentmoleküle in verschiedenen Zellen voraus, so dürfte (bei Konstanz anderer optischer Grössen) ein grösserer Rhabdomeranteil auch höhere Lichtempfindlichkeit bedeuten. Für den exzitatorischen Ionenaustausch ist vor allem der extracelluläre intrarhabdomerische Raum verantwortlich (HAMDORF et al., 1978), weniger das Cytoplasma. Je höher aber die Empfindlichkeit einer Sehzelle ist, desto grösser ist auch ihr ionaler Membrantransport. Membranpumpen, die für diesen Transport verantwortlich sind, benötigen Energie. Ist das Soma einer Zelle grösser, kann die Zelle, falls auch der metabolische Enzymgehalt entsprechend grösser ist, diesen höheren Energiebedarf decken. Für langzeitige Adaptationsmechanismen, unter die auch ein Aufbau und Abbau der Mikrovilli fällt, ist ebenfalls ein verstärkter Zellmetabolismus notwendig. Solche Rhabdomumbauvorgänge wurden schon oft beschrieben (WHITE, 1967a, 1967b; BLEST, 1978; BLEST und DAY, 1978). Zeileinschlüsse wie multivesicular bodies (Fig. 22) und multilamellar bodies sind Hinweise auf solche Prozesse (KOLB, 1974).

4. Die vertikale Retinula-Gliederung

Bei der Biene *Apis mellifera*, bei der eine Orientierung nach dem E-Vektormuster des Himmels bekannt ist (v. FRISCH, 1949), konnte eine Drehung der einzelnen Retinulae um ihre Längsachse festgestellt werden (GEIGER, 1976; WEHNER et al., 1975). Sind die Retinulae bei *C. bicolor*, bei der diese Sehleistung ebenfalls nachgewiesen wurde (DUELLI, 1974, 1975), vertwistet oder nicht? HERRLING konnte an einem Präparat, das er ganz distal und ganz proximal untersuchte, zeigen, dass die Typ III-Retinulae keinen solchen Twist aufweisen. Da aber die Neuner-Ommatidien der dorsalen Randregion in der Bienenretina ebenfalls keine Drehung zeigen (RAEBER, 1975; WEHNER et al., 1975), konnte man nach der Untersuchung des Typs III nicht auf den Längsverlauf bei den beiden anderen Retinula-Typen schliessen. In dieser Arbeit konnte an Serieschnitten, die in allen drei Regionen gemacht wurden, gezeigt werden, dass die Retinulae von *C. bicolor* bezüglich ihrer Längsachse eine exakte Ausrichtung ihres Zellverbandes aufweisen (Fig. 7, 17, 21). Im Gegensatz dazu zeigt die Ameise *Myrmecia gulosa* (MENZEL, 1975) einen Twist, vergleichbar mit dem bei der Biene. Eine Verdrehung der Retinulae um ihre Längsachse zeigt auch die Grabwespe *Bembix trepida* (RIBI, 1978). In der gleichen Arbeit weist RIBI darauf hin, dass bei mehreren anderen Hymenopteren-Arten aus den Familien Pergidae, Chrysididae, Pompilidae, Scoliididae, Mutilidae und Tiphiidae kein Twist beobachtet werden konnte. Alle diese Untersuchungen zeigen, dass eine Drehung der Retinulae um ihre Längsachse eher eine Ausnahme als die Regel darstellt.

Von einer Vertwistung der Rhabdomere des offenen Rhabdoms von *Calliphora erythrocephala* berichtet SMOLA (1977). Dieser Twist ist aber nicht direkt vergleichbar mit der Verdrehung der ganzen Retinulae. Seine physiologische Auswirkung, die Verminderung

der Polarisationsempfindlichkeit der Sehzelle, muss aber die gleiche sein.

Die elektronenmikroskopischen Untersuchungen an *C. bicolor* erlauben, die Mikrovilli-Vorzugsrichtungen der einzelnen Rhabdomere von distal nach proximal zu verfolgen. Dabei lassen sich erhebliche Unterschiede zwischen den einzelnen Retinula-Typen feststellen (vgl. Fig. 8, 9, 18, 23, 24). Die exakte vertikale Ausrichtung des Zellverbandes spiegelt sich nur im Typ III in der Mikrovilliausrichtung wider. Die Streuung beträgt nur einige Grad (Fig. 9, Tabelle 5). Diese genaue Ausrichtung verdanken die Typ III-Retinulae wahrscheinlich ihrer besonderen Rhabdomgeometrie. Der hantelförmige Rhabdomquerschnitt und die orthogonale Mikrovillianordnung erschweren sprunghafte Richtungsänderungen einzelner Rhabdomere. Im Gegensatz dazu treten in den beiden anderen Retinula-Typen mit ihren runden Rhabdomquerschnitten regelmässig sprunghafte Richtungsänderungen der Mikrovilli von bis zu 40° auf (Fig. 18, 23, 24). Ein solches sprunghaftes Verhalten der Mikrovilli konnte MENZEL (1975) auch in den runden Rhabdomen von *Myrmecia gulosa* beobachten.

Zum Vergleich der exakten Mikrovilliausrichtung in den hantelförmigen Rhabdomen mit der sprunghaft sich ändernden Ausrichtung der Mikrovilli in den runden Rhabdomen wurden je zwei Beispiele in Figur 50 dargestellt.

Die hier beschriebenen Phänomene erlauben die Schlussfolgerung, dass die Typ III-Retinulae mit ihrer hantelförmigen Rhabdomgeometrie bei der Perzeption des polarisierten Lichtes eine besondere Rolle spielen.

Verfolgt man die Retinulae über ihre gesamte Länge, fällt auf, dass nur im Typ III beim Eintritt der 9. Zelle ein anderes Rhab-

domer der Rhabdomverband verlässt. Bei Typ I und II hingegen nehmen von der Eintrittsstelle der 9. Zelle an alle Rhabdomere am Rhabdomverband teil. Erst kurz über der Basalmembran löst sich dieser Verband als Ganzes auf, und die Sehzellen ziehen als Axone weiter (vgl. Fig. 7 und 21).

Tritt die 9. Zelle in den Rhabdomverband, müssen die benachbarten Rhabdomere ihre Mikrovillirichtungen ändern. Diese "Störung" entfällt, sobald ein anderes Rhabdomer aus dem Rhabdomverband austritt. Bei den Typ III-Retinulae führt dies dazu, dass die präzise Mikrovilliaausrichtung bis zur Basalmembran beibehalten werden kann. Bei den Rhabdomen der beiden anderen Retinula-Typen hingegen bleibt vom Eintritt der 9. Zelle an die Umorientierung im Rhabdom bis zur Basalmembran erhalten.

5. Vergleich der Rhabdomquerschnittsflächen der untersuchten Arten

Die Rhabdomquerschnittsfläche ist in vielen Fällen an den vorgeschalteten dioptrischen Apparat angepasst (BARLOW, 1952; HORRIDGE, 1977a, 1977b). Je grösser nämlich eine Linse (Apertur) ist, desto kleiner wird das Beugungsscheibchen in ihrer inneren Brennebene. Insekten, die bei heller Umgebung aktiv sind, können diese Tatsache ausnützen, indem sie bei grossen Facetten entsprechend kleine Rhabdomquerschnitte besitzen. Damit kann ein annähernd beugungslimitiertes System entstehen. Umgekehrt ist das Beugungsscheibchen bei kleinen Linsen gross, und entsprechend muss auch der Rhabdomdurchmesser gross sein, um bei geringerer Sehschärfe genügend Quanten auffangen zu können. Da aber in dieser Arbeit die dioptrischen Apparate der einzelnen Species nicht untersucht und vermessen wurden, können die Resultate der Rhabdomquerschnittsmessungen nicht in diesem optischen Zusammenhang diskutiert werden.

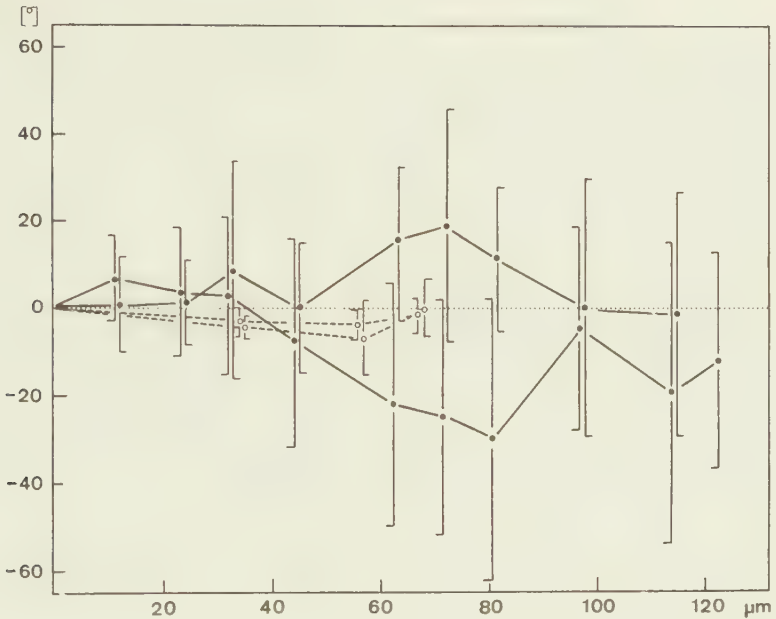


Fig. 50: Mikrovilliausrichtung von zwei Typ II- und zwei Typ III-Retinulae in distal-proximaler Erstreckung. Die Richtungen im distalsten Plan ($0\ \mu\text{m}$) dienen als Vergleichswerte (0°). Alle Richtungen in tieferen Ebenen werden mit diesen 0° -Werten verglichen. Abweichungen im Uhrzeigersinn werden als positive, Abweichungen im Gegenuhrzeigersinn als negative Drehungen definiert.

$\bar{x}$: mittlerer Drehwinkel und Standardabweichung der Mikrovilli der Zellen 1-8 einer Typ II-Retinula in einer Ebene.

$\bar{y}$: mittlerer Drehwinkel und Standardabweichung der Mikrovilli der Zellen 1-8 einer Typ III-Retinula in einer Ebene.

Zahlen auf der Abszisse geben die Tiefe in μm unterhalb der Fokusebene an. Zahlen auf der Ordinate geben den Drehwinkel an.

Bei allen untersuchten Arten sind die Querschnitte der Hantelrhabdome etwa doppelt so gross wie die Rhabdomquerschnitte der übrigen Retinulae im entsprechenden Auge (vgl. Fig. 37, Tabelle 1). Die höhere Lichtempfindlichkeit der Hantelrhabdome gegenüber den anderen Rhabdomen geht auf Kosten einer verminderten Richtungsempfindlichkeit. Bei der Besprechung der dorsalen Augenregion wird auf diesen Punkt nochmals näher eingegangen.

In der mittleren Augenregion, wo die Divergenzwinkel am kleinsten sind (vgl. Kapitel 3.4. Fig. 45a,b), findet man auch die kleinen Rhabdomquerschnitte. Dieses Gebiet zeichnet sich durch ein gutes Auflösungsvermögen aus, und ist dadurch für Formenleistungen prädestiniert. Solche Retinabezirke werden als Foveae bezeichnet (MALDONADO und BARROS-PITA, 1970; COLLETT and LAND, 1975; HORRIDGE, 1977a,b).

Die wiederum sehr grossen Rhabdomquerschnitte der ventralen Typ II-Rhabdome bei *C. bicolor* könnten eine Anpassung an geringe Lichtintensitäten darstellen. Mit dieser Augenregion wäre bei schlechten Lichtverhältnissen eine Orientierung nach Landmarken in nächster Umgebung möglich.

Die Rhabdomquerschnittsflächen der Männchen von *C. bicolor* sind nur ca. ein Drittel so gross wie diejenigen der Arbeiterinnen. Ob diese kleine Querschnittsfläche von den Eigenschaften des dioptrischen Apparates ausgenützt wird, müsste untersucht werden. Dies scheint aber nicht der Fall zu sein, denn die sehr starke Krümmung des Auges bei den Männchen und die grössere Facettenzahl bei ähnlicher Augengrösse wie bei den Arbeiterinnen sprechen eher gegen ein gutes Auflösungsvermögen.

Die drei anderen untersuchten Arten zeigen bezüglich der Rhabdomquerschnittsflächen ähnliche Verhältnisse wie *C. bicolor* ♀♀. Dass die Rhabdomquerschnittsfläche nicht mit der Augengrösse korreliert ist, zeigt sehr schön der Vergleich der Rhabdome der beiden albicans-Arten. Obwohl die Augen von *C. albicans* Typ B bedeutend kleiner sind als diejenigen von *C. albicans* Typ A, zeigen ihre Rhabdome identische Querschnittsflächen.

6. Die Typ III-Regionen

Beim Vergleich der dorsalen Augenregionen der Formiciden zeigte sich, dass alle hier untersuchten Arten eine Typ III-Region besitzen. Folgende charakteristische Merkmale zeichnen diese Regionen aus:

- Retinulae mit vier grossen und vier kleinen Sehzellen und einem Rhabdom mit hantelförmigem Querschnitt.
- Eine fächerförmige Ausrichtung der Querachsen der Rhabdome.
- Eine abrupte Grenzlinie, die die Region gegen die ventral daran anschliessende Augenregion abgrenzt.
- Eine dorsomediale Lokalisation im Auge.
- Lage in einem abgeflachten Augenbezirk. Bei *C. bicolor* spiegelt sich dies in kleineren Divergenzwinkeln im Zentrum der Region wider (vgl. Fig. 46).

Die Grösse der Typ III-Region variiert bei den einzelnen Arten (Tabelle 4).

Eine dorsomediane Augenregion mit erstaunlich ähnlichen Merkmalen beschreibt BURGHause (1978) für mehrere Grillenarten. Von aussen erkennt man diese Region durch die schwach facettierte abgeflachte Cornea. Die Divergenzwinkel dieser Region sind ebenfalls kleiner als im restlichen Grillenauge. Das Fehlen der Schirmpigmentgranula lassen diese Region hell erscheinen. Die Rhabdome sind doppelt so gross wie die Rhabdome im übrigen Auge. Die zwei orthogonal zueinanderstehenden Mikrovillirichtungen eines Rhabdoms zeigen von distal nach proximal eine Streuung von nur $\pm 3^\circ$. Die Rhabdomquerachsen sind ebenfalls fächerartig angeordnet.

Auch bei der Biene sind viele Merkmale der dorsomedianen Neuner-Region (SCHINZ, 1975; RAEBER, 1975; SOMMER, 1979) mit Merkmalen der Typ III-Region bei *C. bicolor* vergleichbar. Die fächerartige RQA-Anordnung kann ebenfalls beobachtet werden. Die 9. Zelle tritt orthogonal zu dieser Achse in den Rhabdomverband ein. Eine

detaillierte Beschreibung der Spezialisierungen dieser Region findet sich in der Arbeit von SOMMER (1979).

Es ist anzunehmen, dass diese spezialisierten dorsomedianen Augenregionen, die bei Arten aus verschiedenen Familien gefunden werden können, funktionsverwandte Strukturen darstellen.

7. Funktionelle Interpretation der Typ III-Region

Sieht man eine so markante anatomische Spezialisierung wie die Typ III-Region, stellt sich sofort die Frage nach ihrer Funktion. Da bei *C. bicolor* eine Orientierung nach dem Polarisationsmuster des Himmels nachgewiesen wurde (DUELLI, 1974) und zudem bekannt ist, dass der dorsomediane Augenbereich dafür verantwortlich ist (WEILER und HUBER, 1972; DUELLI, 1974), liegt es auf der Hand, die Typ III-Region im Zusammenhang mit dieser Sehleistung zu interpretieren.

Verschiedene Voraussetzungen sind notwendig, damit ein Tier sich nach dem Polarisationsmuster des Himmels orientieren kann. Als erstes müssen im Auge Rezeptoren vorhanden sein, die polarisiertes Licht wahrnehmen können, sogenannte Polarisationsanalysatoren. Um an einem bestimmten Himmelspunkt die Schwingungsrichtung des Lichtes unabhängig vom Polarisationsgrad und der Intensität eindeutig zu bestimmen, müssen bei einem Simultan-Verfahren mindestens drei Analysatoren zusammenwirken (KIRSCHFELD, 1972). Eine solche Verrechnungsinstanz kann man Polarisationsdetektor nennen. Schliesslich kann ein Navigationskurs nur eingestellt werden, wenn mehrere Polarisationsdetektoren auf einer höheren Integrationsstufe zusammenwirken.

Wie lassen sich nun die anatomischen und optischen Daten mit diesem Konzept vereinbaren?

7.1. Die Polarisationsanalysatoren

Die Polarisationsempfindlichkeit (PS) einer Sehzelle hängt stark von der konstanten Ausrichtung ihrer Mikrovilli von distal nach proximal ab. Eine Vertwistung des Rhabdoms, wie sie bei den Retinulae im Bienenauge erscheint, kann die PS ganz zerstören (WEHNER BERNARD, GEIGER, 1975). Auch die sprunghaften Mikrovillirichtungsänderungen, wie sie in den Rhabdomeren der Typ I- und II-Retinulae von *C. bicolor* vorkommen, müssen zwangsläufig die PS reduzieren. Durch die präzise Ausrichtung der Rhabdomere über ihre ganze Länge (Fig. 9 und 50) erfüllen die Sehzellen der Typ III-Retinulae die idealste Voraussetzung für eine hohe PS. Aus Verhaltensversuchen geht hervor, dass sowohl bei *C. bicolor* wie auch bei *Apis mellifera* nur die UV-Rezeptoren an der Polarisationsorientierung beteiligt sind (DUELLI und WEHNER, 1973; HELVERSEN und EDRICH, 1974). Wie oben schon erwähnt wurde, handelt es sich bei den vier schmalen Zellen 1,3,5,7 und bei der 9. Zelle sehr wahrscheinlich um UV-Rezeptoren; sie kommen deshalb als Analysatorzellen in Frage. Schon in der Arbeit von HERRLING (1975) wird darauf hingewiesen, dass aufgrund theoretischer Ueberlegungen (SNYDER, 1973) die Zellen 1 und 5 eine wesentlich stärkere dichroitische Absorption aufweisen müssen als die anderen Retinulazellen.

7.2. Die Polarisationsdetektoren

Welches die Afferenzen sind, die zusammen verrechnet werden, um die Schwingungsrichtung des Lichtes an einem Himmelspunkt zu bestimmen, kann aus den hier gemachten Untersuchungen nicht gesagt werden. Es ist nur möglich, diesbezüglich einige Spekulationen anzustellen.

Die Sehfelder der drei Analysatoren, die einem Detektor die notwendige Information liefern, müssen auf einen Himmelspunkt gerichtet sein. Die beste Voraussetzung dazu wäre dann gegeben, wenn die drei Analysatoren einer Retinula angehörten. Da aber

die Rhabdome der Typ III-Retinulae nur zwei Mikrovillirichtungen aufweisen, können pro Retina auch nur zwei Kanäle hervorgehen. Würden die Informationen von Analysatoren benachbarter Retinulae miteinander verrechnet, müssten diese Retinulae bezüglich ihrer Ausrichtung stärker voneinander abweichen. Da die Sehfelder der Typ III-Retinulae dem binokularen Sehfeld angehören, besteht auch die Möglichkeit, dass Signale aus beiden Augen in einem Polarisationsdetektor verrechnet werden.

7.3. Einstellen des Navigationswinkels

Die Orientierung nach dem E-Vektormuster des Himmels verlangt Kenntnis über die Geometrie dieses Musters. Es ist kaum anzunehmen, dass ein Insekt das gesamte Polarisationsmuster des Himmels im Gehirn gespeichert hat und dauernd über seinen tageszeitlichen Gang informiert ist. ROSSEL's Versuche zeigten auch, dass die Biene für die Navigation nach dem Polarisationsmuster eine generelle Regel anwendet (ROSSEL, 1976; ROSSEL, WEHNER, LINDAUER, 1978). Die Spiegelsymmetrie des Polarisationsmusters am Himmel ist sicher das augenfälligste geometrische Merkmal. Nimmt man an, dass die Ameise imstande ist, diese Symmetrieeigenschaft zu erkennen, kann sie ihren Kurswinkel als Winkel zwischen der Muster-symmetrieachse und der Sollrichtung einstellen. Bei einer zufälligen Ausrichtung der Polarisationsanalysatoren wäre es eine enorme neuronale Leistung, aus dieser vielfältigen Information, eine generelle Eigenschaft des Himmelsmusters, wie die der Spiegelsymmetrie, herauszufiltern. Die Detektoren könnten wohl für jeden E-Vektor an einem Himmelspunkt einen eindeutigen Wert angeben, aber bei der Summation mehrerer Polarisationsdetektoren ginge diese Information wieder verloren. Bei zufällig angeordneten Analysatoren wäre dann die einzige Möglichkeit, das Himmelsmuster als Ganzes zentralnervös repräsentiert zu haben und dauernd einen Vergleich zwischen dem aktuellen Muster und dem gespeicherten Muster zu machen.

Sind hingegen die Analysatoren nach einem bestimmten Prinzip geordnet, wie dies die fächerartige RQA-Anordnung in der Typ III-Region darstellt, könnte durch die Verarbeitung mehrerer Polarisationsdetektoren eine Information über den Winkel zwischen der Sollrichtung und der Mustersymmetrieachse, dem Sonnenmeridian, erhalten werden. Betrachtet man in der Figur 47 die Rhabdomquerachsen, so kann man sich durch LZ eine Achse denken, die das Muster in zwei annähernd symmetrische Achsen unterteilt. Eine orthogonal dazu liegende Symmetrieachse, die parallel zur Medianebene liegt, ergibt sich, wenn die Typ III-Regionen beider Augen betrachtet werden. Diese Symmetrieeigenschaften des Analysatorsystems bilden eine ideale Voraussetzung für die Perzeption des symmetrischen Himmelsmusters (Fig. 51).

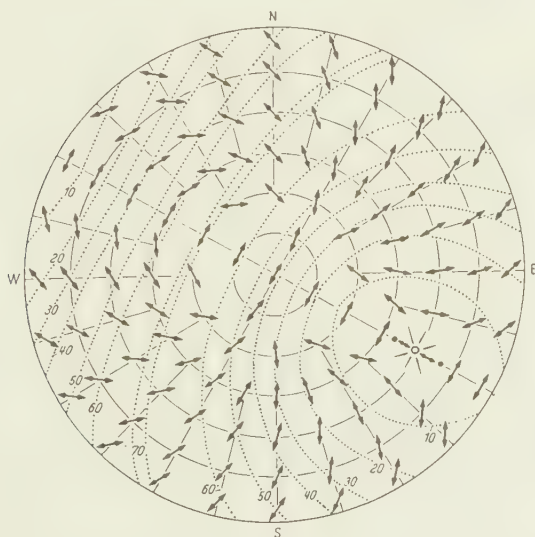


Fig. 51: Das Polarisationsmuster des Himmels bei einem bestimmten Sonnenstand (Azimut: 120° südl.v.N; Sonnen-Zenitdistanz: 60°). Die Zahlen geben den Polarisationsgrad in % an (nach STOCKHAMMER, 1959).

↔ : Schwingungsrichtung

..... : Stellen gleichen Polarisationsgrades

C. bicolor ist auch in der Lage, sich monokular nach dem Polarisationsmuster zu orientieren (DUELLI, 1974). Allerdings ist die Streuung der Laufrichtungen sehr gross, und es treten häufig rechtwinklige Richtungsänderungen auf. Diese stark verminderte Orientierungsgenauigkeit deutet auf einen Mechanismus der Sollrichtungseinstellung hin, an dem beide Augen beteiligt sind. Ob dabei ein Vergleich zwischen der Information des linken und des rechten Auges in einer Komparatorinstanz stattfindet, oder ob es sich dabei um eine echte binokuläre Sehleistung handelt, kann aus diesen Verhaltensversuchen noch nicht abgeleitet werden.

Sowohl für *Apis* wie für *Cataglyphis* ist bekannt, dass ein relativ kleiner Himmelsausschnitt (10°) genügt, um die Sollrichtung einzustellen. Eine solche Leistung kann nur erbracht werden, wenn genügend Information über die Mustergeometrie im Gehirn gespeichert ist. Ausserhalb solcher extremer Situationen steht sowohl der Ameise wie auch der Biene ein grosser Himmelsausschnitt für die E-Vektororientierung zur Verfügung.

Wie weit die in diesem Kapitel dargestellten Vermutungen wirklich zutreffen, kann erst nach weiteren verhaltensphysiologischen Versuchen entschieden werden.

8. Der Horizont

Der Horizont als Trennlinie zwischen Himmel und Erde ist die markanteste Linie im Gesichtsfeld eines Insektes, das sich in einem offenen Gelände zu orientieren hat. Im ultravioletten Spektralbereich tritt der Kontrast zwischen Himmel und Erde am stärksten hervor. Durch die exakte Uebereinstimmung zwischen der Horizontprojektion auf dem Auge und der Grenzlinie zweier physiologisch und anatomisch unterscheidbarer Retinaregionen (vgl. Fig. 48), wird die Bedeutung dieses Schfeldparameters noch unterstrichen.

C. bicolor bewohnt ein ausgesprochen flaches Wüsten- und Steppenbiotop. Landmarken, wie niederes Buschwerk oder die Nestkrater

heben sich vom flachen Horizont stark ab. Als UV-absorbierende Marken stehen sie wie Kulissen vor dem ultraviolett-blauen Hintergrund des Himmels. Die Typ I-Retinulae mit ihren vier kurzwelligen und vier langwelligen Rezeptoren stellen die geeignete Voraussetzung dar, um dieses kontrastreiche "Horizontogramm" zu perzipieren. Für diese Formensehleistung weist die Typ I-Region neben ihrer spektralen Voraussetzung durch ihre kleinen Divergenzwinkel auch optisch optimale Bedingungen auf. Bei den Typ II-Retinulae, die den Sehraum unterhalb der Horizontebene erfassen, sind die UV-Rezeptoren zu Gunsten der längerwelligen Rezeptoren untervertreten. UV-Reflexionsmuster von Blüten, die von Bienen und anderen Hymenopteren für die Nahorientierung benützt werden können, sind für *C. bicolor* keine Orientierungshilfe. Der Unterschied in der spektralen Empfindlichkeit zwischen der Typ I-Region und der Typ II-Region könnte als Anpassung an das Wüstenbiotop gedeutet werden.

Um bei der E-Vektororientierung das momentane Muster mit dem zentralnervös gespeicherten Polarisationsmuster zu vergleichen, müssen diese beiden Muster zur Deckung gebracht werden können. Ein Horizontdetektorsystem kann dazu die notwendige raumkonstante Information liefern.

Entspricht der bei Dipteren beobachtete Äquator ebenfalls dem optischen Horizont? Bei den Untersuchungen von FRANCESCHINI an *Calliphora erythrocephala* hat sich gezeigt, dass die am Äquator des Auges beteiligten Neuroommatidien ihre Sehachsen nicht in der Horizontebene, sondern 14° nach oben gerichtet haben (FRANCESCHINI et al., 1979). Eine funktionelle Deutung wird von den Autoren nicht gegeben.

Im Zusammenhang mit der Bedeutung des Horizontes muss noch auf einen weiteren Punkt kurz eingegangen werden. KRETZ (1977, 1979) wies im Verhaltensexperiment für *C. bicolor* eine viergipflige spektrale Empfindlichkeitskurve nach. Die zwei Reizlichter, die der Ameise an der Entscheidungsstelle geboten wurden, entsprechen

folgenden sphärischen Koordinatenwinkeln: $3^\circ < \alpha < 7^\circ$; $60^\circ < \beta < 70^\circ$. KRETZ musste nach den damaligen anatomischen Kenntnissen vermuten, dass durch seine Versuchsanordnung nur die Typ II-Region gereizt wurde. Die vier von ihm geforderten Rezeptortypen hätten nach diesen Vorstellungen einem Retinula-Typ zugeschrieben werden müssen. Da der Horizont ($\alpha=0^\circ$) praktisch identisch mit der Grenzlinie zwischen der Typ I- und der Typ II-Region ist, heisst dies, dass in den Versuchen von KRETZ sowohl Typ I- wie auch Typ II-Retinulae gereizt wurden. Damit ergibt sich eher die Möglichkeit, dass bis zu 4 spektrale Rezeptortypen auf eine kleine Umweltregion schauen. Aber nur elektrophysiologische oder histochemische Untersuchungen können zeigen, ob die vier geforderten Rezeptortypen existieren und wie sie - im positiven Falle - auf die einzelnen Retinulae verteilt sind.

9. Das binokulare Sehfeld

Binokulare Sehfelder wurden bei Insekten aus den verschiedensten Familien beobachtet. (Eine Literaturzusammenstellung findet man bei STAVENGA, 1979.) Das Auftreten solcher binokularer Sehfelder wird meist in Zusammenhang mit der Tiefenwahrnehmung diskutiert. So beschreibt BALDUS (1926) Versuche, bei denen er feststellen konnte, dass *Aeschna*-Larven im monokularen Zustand die Möglichkeit einer Entfernungslokalisation verlieren. Wenn bei Insekten ein Mechanismus zur binokularen Tiefenwahrnehmung angewandt wird, so kann dieser nur in nächster Nähe des Insektes wirksam sein. Durch Vergrösserung des Augenabstandes kann eine binokulare Entfernungslokalisation für weiter entfernte Gegenstände noch ermöglicht werden (SEITZ und BURKHARDT, 1974).

Bei *C. bicolor* schliessen aber die Grösse und die räumliche Lage des binokularen Sehfeldes einen Zusammenhang dieses Sehfeldes mit der Tiefenperzeption praktisch aus (Kap. III.3.3., Fig. 44). Auf einen möglichen binokularen Mechanismus bei der E-Vektordetektion wurde im Kapitel V.7.2. schon hingewiesen.

VI. TABELLEN

Tabelle 1

Rhabdomflächen

Art	Region	Rhabdomausmessung		
		Fläche (μm^2)	s (μm^2)	N
Cataglyphis bicolor ♀	III	10,42	1,55	7
	II m	5,28	0,47	18
	II v	8,78	0,99	17
	I	4,93	0,86	12
Cataglyphis bicolor ♂	III	3,03	0,45	7
	II	1,87	0,08	5
Cataglyphis albicans Typ A	III	4,88	0,8	15
	II	2,46	0,4	10
Cataglyphis albicans Typ B	III	4,99	0,56	17
	II	2,51	0,22	13
Formica rufa	III	8,78	1,06	9
	II	5,81	0,38	9

m = mitte

v = ventral

Art	Region	Zell-Nr.	Cytoplasma			Rhabdomer		
			Fläche (μm^2)	s (μm^2)	N	Fläche (μm^2)	s (μm^2)	N
Cataglyphis bicolor ♀	III	1/5	6,86	1,38	9	0,66	0,12	15
		2/4/6/8	19,82	3,87	18	1,76	0,37	20
		3/7	7,79	1,78	12	0,92	0,24	14
	II m	1/5	3,66	1,19	20	0,29	0,07	26
		2/4/6/8	18,41	3,37	20	0,94	0,17	27
		3/7	11,0	2,45	20	0,6	0,1	26
Formica rufa	II v	1/5	4,7	1,1	15			
		2/4/6/8	20,88	5,19	33			
		3/7	18,69	4,11	16			
	I	1/5/3/7	4,02	1,8	20	0,38	0,08	13
		2/4/6/8	19,86	3,61	20	0,85	0,2	15
	III	1/5				1,02	0,2	14
		2/4/6/8				1,17	0,21	23
		3/7				1,01	0,32	14

m = mitte

v = ventral

Tabelle 3 Pigmentgehalt bei Cataglyphis bicolor

Region	Zell-Nr.	Anzahl	s	Fläche pro Zelle (μm^2)	s	N
Typ III	1/5	2	1,6	0,36	0,29	10
	3/7	4	1,33	0,87	0,38	10
	2/4/6/8	7,3	1,6	2,56	0,5	10
	$\Sigma 1 - 8$	43,8	2,77	12,22	0,96	5
Typ II ganz ventral	1/5	3,7	2,0	0,63	0,42	10
	3/7	7,8	4,4	2,54	1,77	10
	2/4/6/8	7,3	2,26	1,76	0,66	10
	$\Sigma 1 - 8$	51,6	4,1	12,56	1,82	5

Tabelle 4 Typ III-Retinulae

Art	Total Retinulae	Typ III	%-Anteil
Cataglyphis bicolor ♀	1254	100	7,97
Cataglyphis bicolor ♂	1500	130	8,66
Cataglyphis albicans B	800	41	5,12
Formica rufa	687	35	5,09
Serviformica fusca	700	42	6,0
Apis mellifera [Neuner-Ommatidien]	5500	143	2,6

Tabelle 5 Mikrovilliaausrichtungen von distal nach proximal

Typ	Ommati- dium	Zell-Nr.	R	ϕ	Z	S	S°
I	A	1	0,99	51	3,89	0,17	9,71
		2	0,96	112	3,66	0,30	16,96
		3	0,99	140	3,90	0,16	9,17
		4	0,98	150	3,80	0,22	12,80
		5	0,95	267	3,60	0,32	18,40
		6	0,94	297	3,57	0,33	19,20
		7	0,96	328	3,70	0,28	15,95
		8	0,99	15	7,79	0,16	9,26
		9		331			
II	A	1	0,96	81	8,35	0,27	15,51
		2	0,92	112	7,63	0,40	22,80
		3	0,95	181	9,04	0,31	18,01
		4	0,94	205	8,91	0,33	19,15
		5	0,90	275	8,10	0,45	25,60
		6	0,94	314	8,90	0,34	19,24
		7	0,98	14	21,13	0,20	11,43
		8	0,97	42	8,42	0,26	14,66
		9		246			
	B	1	0,90	27	8,16	0,44	25,16
		2	0,99	73	9,72	0,17	9,54
		3	0,96	127	9,21	0,28	16,30
		4	0,97	199	8,45	0,25	14,33
		5	0,91	241	8,16	0,44	25,20
		6	0,95	268	8,96	0,33	18,73
		7	0,96	320	8,23	0,30	16,93
		8	0,98	5	9,51	0,22	12,74
		9		236			
	C	1	0,96	120	9,21	0,28	16,30
		2	0,98	143	9,59	0,20	11,64
		3	0,97	185	10,39	0,24	13,60
		4	0,93	231	8,63	0,38	21,60
		5	0,84	263	7,09	0,56	32,20
		6	0,96	313	9,22	0,28	16,20
		7	0,90	356	8,89	0,45	25,75
		8	0,90	30	8,86	0,45	25,97
		9		45			

Symbole: Vgl. Kapitel II.1.4.2.

Tabelle 5 Mikrovilliausrichtungen von distal nach proximal

Typ	Ommatidium	Zell-Nr.	R	ψ	Z	S	S°
III	A	1	1,00	93	3,96	0,1	5,57
		2	1,00	181	4,00	0,02	1,42
		3	1,00	179,6	3,98	0,08	3,99
		4	1,00	179	3,99	0,04	2,03
		5	1,00	264	3,99	0,06	3,40
		6	1,00	2,7	3,96	0,10	5,66
		7	1,00	357	2,98	0,08	4,70
		8	1,00	356	3,99	0,05	3,00
		9		0			
	B	1	1,00	94	3,99	0,05	2,92
		2	1,00	179	3,98	0,07	3,97
		3	1,00	170	3,99	0,04	2,41
		4	1,00	171	3,98	0,06	3,57
		5	1,00	265	3,99	0,05	3,40
		6	1,00	355	4,00	0,02	0,94
		7	1,00	354	4,00	0,02	1,13
		8	1,00	353	4,00	0,02	1,21
		9		180			
	C	1	0,99	86	3,95	0,11	6,20
		2	1,00	180	4,00	0,01	0,75
		3	1,00	181	3,00	0,04	2,11
		4	1,00	180,6	2,99	0,05	3,20
		5	0,99	269	3,95	0,11	6,78
		6	1,00	1,5	3,99	0,04	2,54
		7	1,00	2	3,99	0,05	2,83
		8	1,00	1,2	3,98	0,07	3,92
		9		180			

Symbole: Vgl. Kapitel II.1.4.2.

Tabelle 6

Winkelwerte: Binokulares Sehfeld

Höhenwinkel α	Neigungswinkel β
110	19
105	20
100	24
95	25
90	24
85	28
80	29
75	29
70	25
65	24
60	23
55	21
50	20
45	18
40	16
35	14
30	14
25	15
20	14
15	13
10	13
5	10
0	10-13
- 5	9-10
-10	9
-15	7
-20	5
-25	4
-30	2
-35	0-1

VII. LITERATUR

- BALDUS, K. (1926). Experimentelle Untersuchungen über die Entfernungslokalisation bei Libellen (*Aeschna cyanea*). Z.vergl.Physiol. 3, 475-505
- BARLOW, H.B. (1952). The size of ommatidia in apposition eyes. J.exp.Biol. 29, 667-674
- BATSCHULET, E. (1965). Statistical methods for the analysis of problems in animal orientation and certain biological rhythms. Am.Inst.Biol.Sc.
- BLEST, A.D. (1978). The rapid synthesis and destruction of photoreceptor membrane by a dinopid spider: a daily circle. Proc.R. Soc.Lond.B. 200, 463-483
- & DAY, W.A. (1978). The rhabdomere organization of some nocturnal pisaurid spiders in light and darkness. Phil.Trans. B. 283, 1-23
- BURGHause, F. (1978). Vergleichende Untersuchungen über die unterschiedlich organisierten Doppelaugen von *Beatis* (Ephemeroptera), *Gyrinus* (Coleoptera) und mehrerer Grillenarten (Orthoptera). Inauguraldissertation der Freien Universität Berlin
- CAMPOS-ORTEGA, J.A. & STRAUFEld, N.J. (1972). The columnar organization of the second synaptic region of the visual system of *Musca domestica*. Z.Zellforsch. 124, 561-585
- DEMOLL, R. (1917). Die Sinnesorgane der Arthropoden, ihr Bau und ihre Funktion. Braunschweig: Vieweg
- & SCHEURING, L. (1912). Die Bedeutung der Ocellen der Insekten. Zool.Jb. (Allg.Zool.Physiol.) 31, 519-628
- DIETRICH, W. (1909). Die Fazettenaugen der Dipteren. Z.wiss.Zool. 92, 465-539
- DUELLI, P. (1974). Polarisationsmusterorientierung bei der Wüstenameise *Cataglyphis bicolor* Fabr. (Formicidae, Hymenoptera). Inaugural-Dissertation, Universität Zürich
- (1975). A Fovea for e-vector orientation in the eye of *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). J.comp.Physiol. 102, 43-56
- & WEHNER, R. (1973). The spectral sensitivity of polarized light orientation in *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). J.comp.Physiol. 86, 37-53
- EHEIM, W.P. & WEHNER, R. (1972). Die Sehfelder der zentralen Ommatidien in den Appositionsaugen von *Apis mellifera* und *Cataglyphis bicolor*. Kybernetik 10, 168-179

- ENOCH, J.M. (1963). The use of tetrazolium to distinguish between retinal receptors exposed and not exposed to light. *Investve Opth.* 2, 16-23
- EXNER, S. (1891). Die Physiologie der facettierten Augen von Krebsen und Insecten. Leipzig-Wien: Franz Deuticke
- FRANCESCHINI, N. (1972). Pupil and pseudopupil in the compound eye of *Drosophila*. In: Information processing in the visual systems of arthropods. ed: WEHNER, R., pp. 75-82, Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York
- & KIRSCHFELD, K. (1971). Les phénomènes de pseudopupille dans l'oeil composé des Diptère. *Biol.Cybernetics* 21, 181-203
 - MÜNSTER, A. & HEURKENS, G. (1979). Äquatoriales und binokulares Sehen der Fliege *Calliphora erythrocephala*. In: Abstracts der Tagung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft
- FRISCH, K.von (1949). Die Polarisierung des Himmelslichtes als orientierender Faktor bei den Tänzen der Bienen. *Experientia* 5, 142-148
- GEIGER, E. (1976). Das verdrehte Rhabdom. Diplomarbeit der Universität Zürich
- GRIBAKIN, F.G. (1967). Ultrastrukturelle Organisation der Photorezeptor-Zellen im Komplexauge der Biene *Apis mellifera*. (russ.) *Zh. evoljucionnoj biochemii i fiziologii* 3, 66-72
- (1975). Functional morphology of the compound eye of the bee. In: The compound eye and vision of insects. ed: HORRIDGE, G.A., pp. 154-176, Clarendon Press, Oxford
- GRUNDLER, O.J. (1974). Elektronenmikroskopische Untersuchungen am Auge der Honigbiene (*Apis mellifera*). I. Untersuchungen zur Morphologie und Anordnung der neun Retinulazellen in Ommatidien verschiedener Augenbereiche und zur Perzeption linear polarisierten Lichtes. *Cytobiologie* 9, 203-220
- HAMDORF, K., HOEGLUND, G. & SCHLECHT, P. (1978). Ion gradient and photoreceptor sensitivity. *J.comp.Physiol.* 125, 237-252
- HELVENSEN, O.von & EDRICH, W. (1974). Der Polarisationsempfänger im Bienenauge: ein Ultraviolett-rezeptor. *J.comp.Physiol.* 94, 33-47
- HERRLING, P.L. (1975). Topographische Untersuchungen zur funktionellen Anatomie der Retina von *Cataglyphis bicolor* Fabr. (Formicidae, Hymenoptera). Inaugural-Dissertation, Universität Zürich
- (1976). Regional distribution of three ultrastructural retinula types in the retina of *Cataglyphis bicolor* Fabr. (Formicidae, Hymenoptera). *Cell Tiss Res.* 169, 247-266
- HORRIDGE, G.A. (1977a). Insects which turn and look. *Endavour*, N.S. 1, 7-17

- HORRIDGE, G.A. (1977b). The compound eye of insects. *Sci. Am.* 237, 108-121
- KIRSCHFELD, K. (1967). Die Projektion der optischen Umwelt auf das Raster der Rhabdomere im Komplexauge von *Musca*. *Exp. Brain Res.* 3, 248-270
- (1972). Die notwendige Anzahl von Rezeptoren zur Bestimmung der Richtung des elektrischen Vektors linear polarisierten Lichtes. *Z. Naturforsch.* 27 b, 578-579
 - & FRANCESCHINI, N. (1969). Ein Mechanismus zur Steuerung des Lichtflusses in den Rhabdomeren des Komplexauges von *Musca*. *Kybernetik* 6, 13-22
- KOLB, G. (1974). Einschlüsse in Retinulazellen der Biene während der Adaptation. *J. comp. Physiol.* 91, 167-186
- KRETZ, R. (1977). Verhaltensphysiologische Analyse des Farbensehens der Ameise *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). Inaugural-Dissertation, Universität Zürich
- (1979). A behavioural analysis of colour vision in the ant *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). *J. comp. Physiol.* 131, 217-233
- LAUGHLIN, S.B., MENZEL, R. & SNYDER, A.W. (1975). Membranes, dichroism and receptor sensitivity. In: *Photoreceptor Optics*. eds: SNYDER, A.W. & MENZEL, R., pp. 237-259, Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York
- LEYDIG, F. (1855). Zum feineren Bau der Arthropoden. *Müller's Arch. Physiol.*, 431
- LUFT, J.H. (1961). Improvements in epoxy resin embedding methods. *J. Biophys. Biochem. Cytol.* 9, 409-414
- MALDONADO, H. & BARRÓS-PITA, J.C. (1970). A fovea in the praying mantis eye I. Estimation of the catching distance. *Z. vergl. Physiol.* 67, 58-78
- MARC, R.E. & SPERLING, H.G. (1976a). The chromatic organization of the goldfish cone mosaic. *Vision Res.* 16, 1211-1224
- (1976b). Color receptor identities of goldfish cones. *Science* 191, 487-489
- MENZEL, R. (1972). Feinstruktur des Komplexauges der roten Waldameise *Formica polyctena* (Hymenoptera, Formicidae). *Z. Zellforsch.* 127, 356-373
- (1975). Functional organisation of an insect ommatidium with fused rhabdom. *Cytobiology* 11, 279-298
 - & BLAKERS, M. (1976). Colour receptors in the bee eye-morphology and spectral sensitivity. *J. comp. Physiol.* 108, 11-33

- MEYER-ROCHOW, V.B. (1978). Retina and dioptric apparatus of the dung beetle *Euoniticellus africanus*. J.Insect.Physiol. 24, 165-179
- MULLER, L.L. & JACKS, T.J. (1975). Rapid chemical dehydration of samples for electron microscope examinations. J.Histochem. Cytochem. 23, 107-110
- RAEBER, F.W. (1975). Elektronenmikroskopische Untersuchungen der randzonalen Ommatidien im dorsalen Augenbereich der Honigbiene (*Apis mellifera*). Diplomarbeit, Universität Zürich
- RIBI, W. (1978). A unique hymenopteran compound eye. The retina fina structure of the digger wasp *Sphex cognatus* Smith (Hymenoptera, Sphegidae). Zool.Jb.Anat. 100, 299-342
- ROSSEL, S. (1976). Die E-Vektor-Verrechnungsfunktion der Honigbiene (*Apis mellifera*). Diplomarbeit Universität Zürich
- ROSSEL, S., WEHNER, R. & LINDAUER, M. (1978). E-vector orientation in bees. J.comp.Physiol. 125, 1-12
- SCHINZ, R.H. (1975). Structural spezialisation in the dorsal retina of the bee, *Apis mellifera*. Cell Tiss.Res. 162, 23-34
- SEITZ, G. & BURKHARDT, D. (1974). Bau und optische Leistungen der Stielaugenfliege *Cyrtodiopsis dalmanni* Wiedemann. J.comp.Physiol. 95, 49-59
- SERRES, Marquis de (1826). Ueber die Augen der Insekten (Uebersetzt ins Deutsche von J.F.DIEFFENBACH). Theod.Christ.Friedr. Enslin
- SMOLA, U. (1977). Das "Twisten" der Rhabdomere der Sehzellen im Auge von *Calliphora erythrocephala*. Verh.Dtsch.Zool.Ges. 70, 234
- SNYDER, A.W. (1973). Polarization sensitivity of individual retinula cells. J.comp.Physiol. 83, 331-360
- SOMMER, E.W. (1979). Untersuchungen zur topografischen Anatomie der Retina und zur Perzeption linear polarisierten Lichts im Auge der Honigbiene, *Apis mellifera* (Apidae, Hymenoptera). Inaugural-Dissertation, Universität Zürich
- STAVENGA, D.G. (1979). Pseudopupils of compound eyes. In: Handbook of Sensory Physiology Vol. VII/6A, ed: AUTRUM, H., pp. 357-439, Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York
- KUIPER, J.W. (1977). Insect pupil mechanisms. I. On the migration in the retinula cells of Hymenoptera (Suborder Apocrita) J.comp.Physiol. 113, 55-72
- NUMAN, J.A.J., TINBERGEN, J. & KUIPER, J.W. (1977). Insect pupil mechanisms. II. Pigment migration in retinula cells of butterflies. J.comp.Physiol. 113, 73-93

- STAVENGA, D.G., BERNARD, G.D., CHAPPELL, R.L. & WILSON, M. (1979). Insect pupil mechanisms. III. On the pigment migration on dragonfly ocelli. *J.comp.Physiol.* 129, 199-205
- STOCKHAMMER, K. (1959). Die Orientierung nach der Schwingungsrichtung linear polarisierten Lichtes und ihre sinnesphysiologische Grundlage. *Ergeb.Biol.* 21, 23-56
- TOGGWEILER, F. (1972). Spectral sensitivity and wavelength discrimination in *Cataglyphis bicolor* (Formicidae). In: Information processing in the visual systems of arthropods. ed: WEHNER, R., pp. 171-176, Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York
- WACHMANN, E., RICHTER, S. & SCHRICKER, B. (1973). Feinstrukturen im Komplexauge der Blattschneiderbiene *Megachile rotundata* F. (Hymenoptera, Apidae). *Z.Morph.Tiere* 76, 109-128
- WADA, S. (1974a). Spezielle randzonale Ommatidien der Fliegen (Diptera: Brachycera): Architektur und Verteilung in den Komplexaugen. *Z.Morph.Tiere* 77, 87-125
- (1974b). Randzonale Ommatidien von *Calliphora erythrocephala*: Architektur der zentralen Rhabdomeren-Kolumne und Topographie im Komplexauge. *J.Insect Morphol.Embryol.* 3, 397-424
 - (1975). Morphological duality of the retinal pattern in flies. *Experientia* 31, 921
- WEHNER, R. (1972). Visual orientation performances of desert ants (*Cataglyphis bicolor*) toward astromenotactic directions and horizon landmarks. *Pro AIBS symp.animal orientation and navigation*, ed: GALLER, S.R. et al., pp. 421-436, Washington: U.S. Gov.Print.
- & FLATT, I. (1972). The visual orientation of desert ants, *Cataglyphis bicolor*, by means of terrestrial cues. In: Information processing in the visual systems of arthropods, ed: WEHNER, R., pp. 295-302, Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York
 - BERNARD, G.D. & GEIGER, E. (1975). Twisted and non-twisted rhabdoms and their significance for polarization detection in the bee. *J.comp.Physiol.* 104, 225-245
- WEILER, R. (1972). Die Wertigkeit verschiedener Sehfeldregionen für die astromenotaktische Orientierung der Wüstenameise *Cataglyphis bicolor* (Formicidae, Hymenoptera). Diplomarbeit, Universität Zürich
- & HUBER, M. (1972). The significance of different eye regions for astromenotactic orientation in *Cataglyphis bicolor*. In: Information processing in the visual systems of arthropods, ed: WEHNER, R., pp. 287-293, Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York
- WHITE, R.H. (1967a). The effect of light and light deprivation upon the ultrastructure of the larval mosquito eye. III. Multivesicular bodies and protein uptake. *J.exp.Zool.* 169, 261-278
- (1967b). The effect of light and light deprivation upon the ultrastructure of the larval mosquito eye. II. The rhabdom. *J.exp.Zool.* 160, 405-425

Lebenslauf

Am 17. Juli 1948 wurde ich, Felix Werner Räber, als Sohn des Emil Räber und der Elisabeth Räber geb. Dillier, in Luzern geboren. Ich bin Bürger von Luzern und Küsnacht (a.R.).

Von 1955-1965 besuchte ich die Primar- und Sekundarschule in Luzern. Anschliessend absolvierte ich das Lehrerseminar der Stadt Luzern und erwarb 1971 das Primar-Lehrdiplom.

Nach 10 Monaten Unterrichts-Praxis an einer Sekundarschule immatrikulierte ich mich im Herbst 1971 an der philosophischen Fakultät II der Universität Zürich. 1976 schloss ich mein Studium mit dem Diplom als Naturwissenschaftler mit Hauptfach Zoologie ab.

Im Frühjahr 1978 heiratete ich Katka Schneider.

Die Diplomarbeit wie auch die Dissertation entstanden unter der Leitung von Professor Dr. R. Wehner.

Seit der Diplomierung bis zum jetzigen Zeitpunkt war ich halbtags als Assistent am Zoologischen Institut der Universität Zürich tätig.

Während meines Studiums besuchte ich Vorlesungen, Uebungen und Praktika bei den folgenden Dozenten:

K. Akert, G. Bächli, R. Bachofen, E. Batschelet, J. Biegert, M. A. Billeter, M. Birnstiel, H. Burla, P. S. Chen, H.-R. Hohl, R. Humbel, R. Hunsperger, E. Jungen-Hauschteck, H. Jungen, J. Kägi, F. Knüssel, E. Kubli, St. Kubik, E. Kuhn-Schnyder, H. Kummer, H. Lutz, R. Nöthiger, H. Oswald, D. Rast, H. Rieber, H. Schmid, W. Schmid, F. Schwegler, P. Tardent, G. Tönduri, H. Wanner, H. Weber, R. Wehner, Ch. Weissmann, V. Ziswiler.

